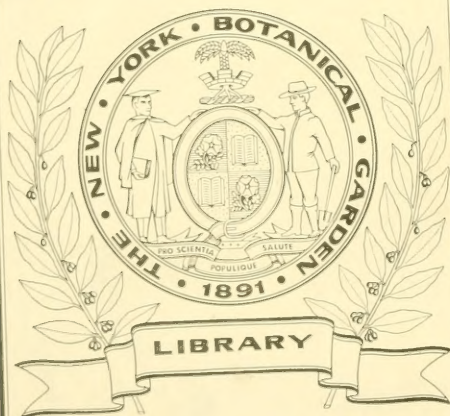
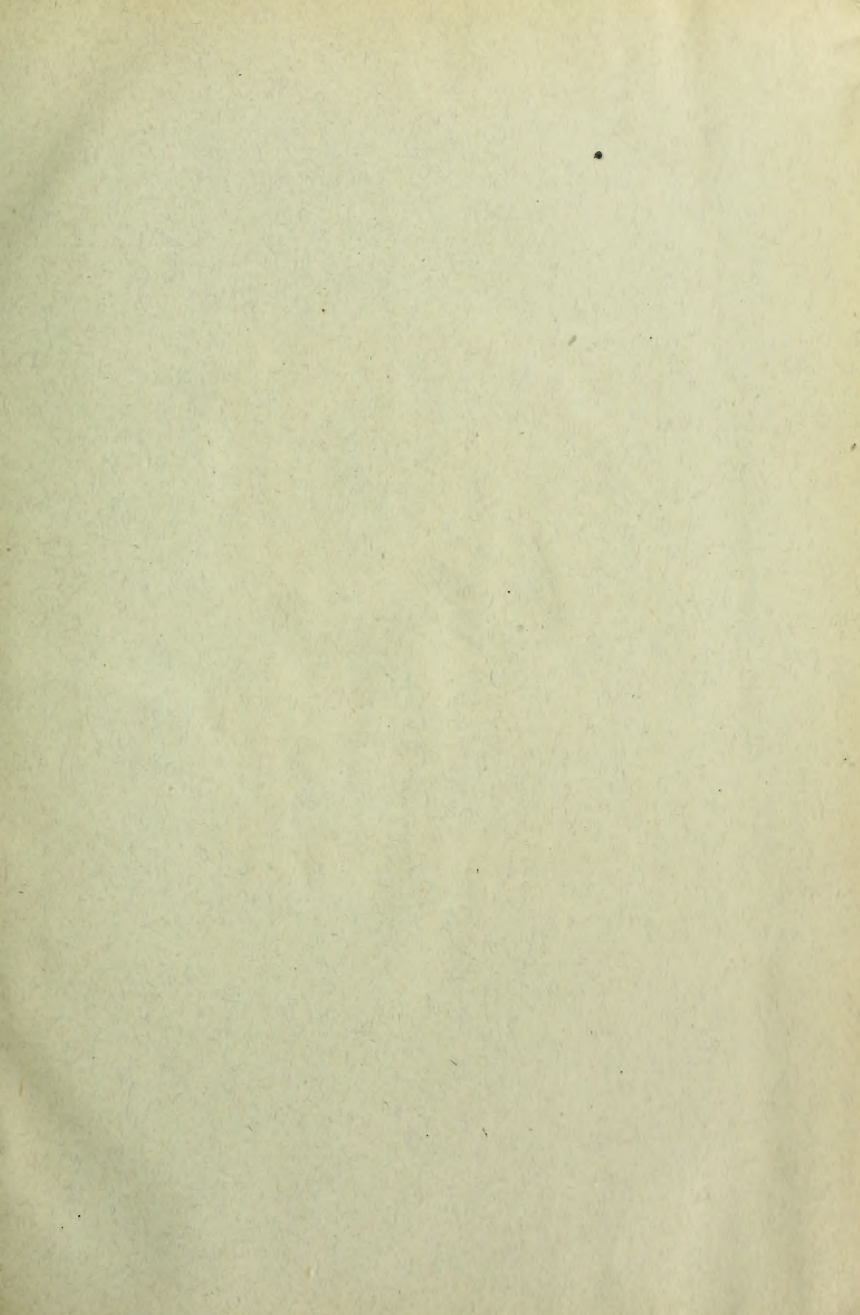




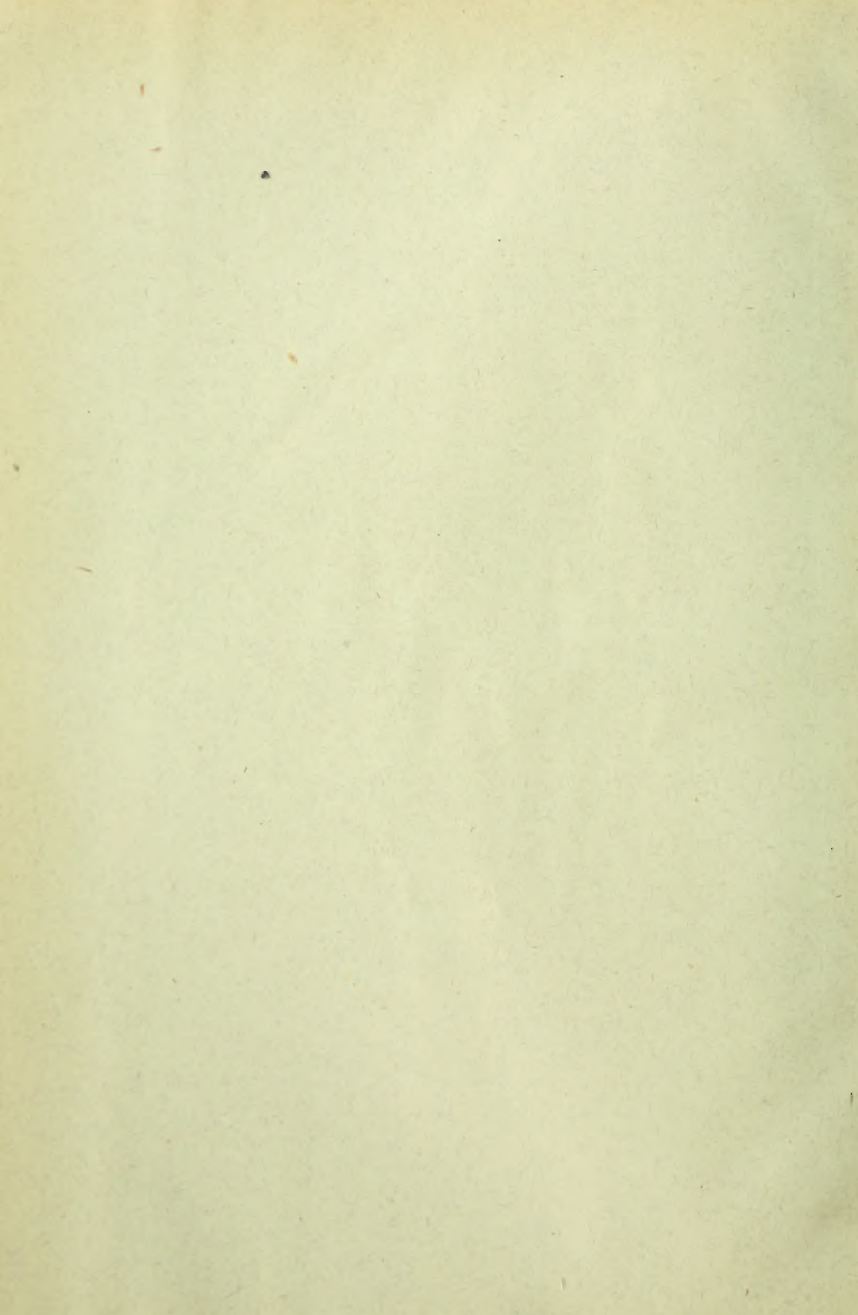
XM  
.03

vol. 15  
1915/16















580 5  
234

# **ZEITSCHRIFT FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

**XV. Band**  
1915/16

LIBRARY  
NEW YORK  
BOTANICAL  
GARDEN

---

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**  
1916





# Inhalt

## I. Abhandlungen

	Seite
<b>Kochler, O.</b> , Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden (mit 7 Figuren und 16 Tabellen im Text)	
I. Teil . . . . .	1—163
II. Teil (Schluß) . . . . .	177—295

## II. Kleinere Mitteilungen

<b>Sirks, M. J.</b> , Waren die Salix-Hybriden Wichuras wirklich konstant? . .	164—166
--	---------

## III. Referate

<b>Bailey, P. G.</b> , 1914, Primary and secondary reduplication series (Schiemann)	298
<b>Bateson, W.</b> , Mendels Vererbungstheorien (Schiemann) . . . . .	296
— 1914, Address of the President of the British Association for the Advancement of Science (Heribert-Nilsson) . . . . .	296
<b>Bernhardt, G.</b> (unter Mitwirkung von Dr. L. Paneth), 1914, Über Variabilität pathogener Bakterien (Schiemann) . . . . .	299
<b>Collins, G. N.</b> , A more accurate method of comparing first-generation maize hybrids with their parents (von Graevenitz) . . . . .	167
<b>Eisenberg, P.</b> , 1914, Untersuchungen über die Variabilität der Bakterien (Schiemann) . . . . .	169
<b>Engledow, F. L.</b> , 1914, A case of repulsion in wheat (Schiemann) . . .	299
<b>Foot, Katharine and Strobell, E. C.</b> , The Chromosomes of Euschistus variolarius, Euschistus servus and the Hybrids of the F <sub>1</sub> and F <sub>2</sub> Generations (Federley) . . . . .	173
— Results of Crossing Euschistus variolarius and Euschistus servus with Reference to the Inheritance of an exclusively Male Character (Federley)	174
<b>Gates, R. R. und Thomas, Nesta</b> , A cytological study of Oenothera mut. lata und Oe. mut. semilata in relation to mutation (Heribert-Nilsson)	303
<b>Harrison, J. W. H. and Doncaster, L.</b> , On Hybrids between Moths of the Geometrid Sub-Family Bistoninae, with an Account of the Behaviour of the Chromosomes in Gametogenesis in Lycia (Biston) hirtaria, Ithysia (Nyssia) zonaria and in their Hybrids (Federley) . . . . .	174

Jennings, H., 1914, Formulae for the results of inbreeding (Roemer) . .	297
Meirowsky, E., Studien über die Fortpflanzung von Bakterien, Spirillen und Spirochäten (Honigmann) . . . . .	301
Meyer, A., Notiz über die Bedeutung der Plasmaverbindungen für die Pfropf- bastarde (Stark) . . . . .	172
Pearl, R., 1914, On a general formula for the constitution of the n-th generation of a Mendelian population in which all matings are of brother $\times$ sister (Roemer) . . . . .	296
— 1914, Inbreeding and relationship coefficients (Roemer) . . . . .	296
— 1915, Some further considerations regarding cousin and related kinds of mating (Roemer) . . . . .	297
Richardson, C. W., A preliminary Note on the Genetics of <i>Fragaria</i> (Roemer) . . . . .	168
Salmon, E. S., On the appearance of sterile „Dwarfs“ in <i>Humulus</i> <i>Lupulus</i> (Roemer) . . . . .	169
Schouten, S. L., Eine sproßlose Form von <i>Dematium pullulans</i> De Bary und eine sterile Zwergform von <i>Phycomyces nitens</i> Agardh (Burgeff)	300
Shull, G. H., A peculiar negative correlation in <i>Oenothera</i> hybrids (Heribert- Nilsson) . . . . .	300
Toenniessen, E., 1914 und 1915, Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien I und II (mit besonderer Berücksichtigung der Virulenz) (Schiemann) . . . . .	171

#### IV. Neue Literatur . . . . . (1)—(38)

##### V. Liste der Autoren, von welchen Schriften unter der Rubrik „Neue Literatur“ angeführt sind

Aase, H. C. 19.	Bakalow, P. 35.
Adams, C. C. 1.	Balfour, B. 7.
Anastasia, G. E. 19.	Banta, A. und Gortner, R. 14.
Andrlik, K. und Urban, J. 22.	Barbour, E. H. 35. 36.
Anonym 1. 14.	Barbour, F. H. 35.
Arendsen Hein, S. A. 1.	Barrows, W. M. and Philips, J. M. 14.
Arlt, Th. 1.	Bartlett, H. H. 1. 7.
Arlt, Th. 36.	Bassani, F. 33.
Armstrong, E. F. 1.	Bateson, W. and Pellew, C. 7.
Arthaber, G. v. 26.	Baumberger, E. und Menzel, P. 36.
Atkins, W. R. G. and Sherrard, G. O. 7.	Baur, E. 22.
Atkinson, G. F. 7.	Bayer, Fr. 33.
Augustin, E. 24.	Beal, A. C. 7.
	Behnke, K. † 28.
Baart de la Faille, J. C. 7.	Béguinot, A. 7.
Babeock, E. B. 7.	Belling, J. 1. 7.
Bail, O. 7.	Bessey, C. E. 19.



- Berry, E. W. 36.  
 Blackwelder, E. 37.  
 Blakeslee, A. F. 1.  
 Blakeslee, A. F. and Warner, D. E. 14.  
 Birkner, F. 36.  
 Boetticher, H. v. 14.  
 Böhm, J. 26. 30.  
 Bond, C. J. 8.  
 Boveri, Th. 14.  
 Bower, F. O. 19.  
 Bridges, C. B. 14.  
 Briggs, L. J. and Shantz, H. L. 8.  
 Broili, F. 33.  
 Broom, R. 35.  
 Brown, B. 33.  
 Brown, B. S. 8.  
 Brown, Th. C. 28.  
 Brožek, A. 2. 8.  
 Buder, J. 2.  
 Bukovansky, J. 2.  
 Bülow, E. v. 31.  
 Burgeff, H. 8.  
 Burlingame, L. L. 19.  
 Burmester, L. 26.  
 Burns, W. 2.  
 Buwalda, J. P. 35.  
  
 Cabbage, R. H. 19.  
 Castle, W. E. 2. 14.  
 Castle, W. E. and Fish, H. D. 2.  
 Castle, W. E. and Hadley, P. B. 14.  
 Calkins, G. N. 2.  
 Carulli-Irelli, S. 30.  
 Celsing, U. 2.  
 Chamberlain, Ch. J. 19.  
 Chevalier, A. et Roehrich, O. 19.  
 Chodat, R. 2.  
 Cipolla, Fr. 31.  
 Clark, A. H. 20. 29.  
 Clauson, R. E. 8.  
 Clinton, G. P. 8.  
 Cobb, M. V. 18.  
 Cockayne, E. 18.  
 Cockerell, A. 30.  
 Cockerell, T. D. A. 8. 32.  
 Cole, L. J. 14.  
  
 Conklin, E. G. 2.  
 Cook, O. F. 2. 8.  
 Correns, C. 2. 8.  
 Costantin, J. 2.  
 Coulter, J. M. 19. 22.  
 Cramer, P. J. S. 22.  
 Crane, M. B. 8.  
 Crozier, W. S. 14.  
 Curtis, M. und Pearl, R. 14.  
  
 Dahmer, G. 26.  
 Dainelli, G. 26.  
 Daniel, L. 8.  
 Davenport, C. B. 2. 18. 25.  
 Davenport, C. B. and Laughlin, H. H. 18.  
 Davis, B. M. 2. 8.  
 Del Campana, D. 35.  
 Dendy, A. 2.  
 D'Erasmo, G. 26.  
 Derby, O. A. 37.  
 Dettmer, F. 28. 37.  
 Detzel, L. 8.  
 Dicenty, D. 22.  
 Dickel, O. 14.  
 Dickerson, C. R. 26.  
 Diener, C. 26. 31.  
 Disselhorst, R. 24.  
 Dobell, C. 14.  
 Doello-Jurado, M. 30.  
 Dollo, L. 33.  
 Doncaster, L. 2.  
 Dorsey, M. J., 21.  
 Drinkwater, H. 18.  
 Druce, G. C. 8.  
 Duncan, F. N. 14.  
 Duncker, G. 18.  
  
 East, E. M. 2. 3.  
 Edler, W. 23.  
 Elderton, E. M. and Pearson, K. 18.  
 Emerson, E. E. 18.  
 Engelhardt, H. und Schottler, W. 37.  
 English, W. A. 31.  
 Erdmann, Rh. 3.  
 Etheridge, R. 27.  
 Eugenics Record office 25.  
 Eycleshymer, A. C. 20.

- Fallada, O. 23.  
 Farenholz, C. 20.  
 Fehlinger, H. 3.  
 Field, R. M. 26.  
 Figdor, W. 9.  
 Fischer, E. 27. 36.  
 Fischer, K. und Wenz, W. 30. 31.  
 Fisher, R. 14.  
 Foerste, A. F. 29.  
 Fraenkel, M. 15.  
 Franz, V. 3.  
 Frear, D. W. 9.  
 Frech, F. 31.  
 Frimmel, F. v. 9.  
 Frost, H. B. 9.  
 Fruwirth, C. 9. 23.  
 Fuchs, H. 21.  
  
 Gard, M. 9.  
 Gardner, J. A. 27.  
 Gates, R. R. 3. 9.  
 Gaus, H. 20.  
 Gerbault 9.  
 Gerber, E. 27.  
 Gerschler, M. 15.  
 Gertz, O. 9. 32.  
 Gidley, J. W. 35.  
 Gilbert, A. W. 9.  
 Gilmore, Ch. W. 34.  
 Godfery, M. J. 9.  
 Goebel, K. 9.  
 Goodspeed, J. H. and Clauson, R. E. 9.  
 Goodspeed, Th. H. 9.  
 Gothan, W. 37.  
 Greenman, J. M. 3.  
 Gregory, R. P. 9.  
 Griffiths, D. 9.  
 Guenther, K. 3.  
 Guillemin, E. 3.  
 Güldenpfennig, H., 25.  
 Günthart, A. 9.  
 Gurwitsch, A. 3.  
  
 Haack, W. 27.  
 Hadley, P. B. 15.  
 Haecker, V. 3. 15. 21.  
 Haecker, V. und Kuttner, O. 15.  
 Hadding, A. 29.  
 Hall, C. 10. 19.  
 Hallqvist, C. 10.  
 Haniel, C. A. 31.  
 Harlan, H. 23.  
 Harnisch, W. 21.  
 Harris, J. A. 3.  
 Hartmann, M. 3.  
 Hatai, S. 15.  
 Hay, O. P. 35.  
 Hayes, H. K. 10.  
 Kayes, H. K. and East, E. M. 10.  
 Haynes, W. 15. 25.  
 Heckel, E. 10.  
 Hedrick, U. P. and Anthony, R. D. 10.  
 Hefka, A. 10.  
 Helweg, L. 23.  
 Henkemeyer, A. 10.  
 Hennig, E. 31. 33. 34.  
 Hennig, H. 33.  
 Hennig, R. 33.  
 Henning, R. 25.  
 Henslow, G. 3.  
 Heron, D. 25.  
 Heribert-Nilsson, N. 10.  
 Hesse, O. 3.  
 Heukels, H. 4.  
 Heusser, W. 23.  
 Hück, F. 4.  
 Hoffmann 23.  
 Högbon, A. G. 32.  
 Hoge, M. A. 15.  
 Honing, J. A. 10.  
 Holmes, S. J. 4.  
 Hörich, O. 37.  
 Hottes, A. C. 23.  
 Hrdlicka, A. 18.  
 Hromádka, J. 23.  
 Hudson, G. H. 29.  
 Hüffner, E. 27.  
 Hume, A. 23.  
 Hundt, R. 29.  
 Hunnicutt, B. A. 25.  
 Hutchison, R. 15.  
 Hyde, R. R. 15.

Ivanow, S. 4.  
 Jaeger, R. 28.  
 Jaekel, O. 29. 30. 32. 33.  
 Jackson, C. 15.  
 Jacobsson-Stiasny, E. 19.  
 Janensch, W. 34.  
 Jaworski, E. 27. 32.  
 Jeffrey, E. C. 4.  
 Jensen, A. 10.  
 Jensen, Hj. 23.  
 Jhering, H. v. 30.  
 Johannsen, W. 23.  
 Johnston, F. A. 10.  
 Jones, D. T. 10.  
 Jongmans, W. 37.  
 Jordan, E. O. 4.  
 Jordan, H. 18.  
 Jungelson, A. 10.  
 Kajanus, B. 4. 23.  
 Kathariner, L. 4.  
 Kern, F. D. 10.  
 Kenoyer, L. A. 10.  
 Kerr, A. F. G. 10.  
 Kessler, P. 37.  
 Kew, W. S. W. 29.  
 Kießling, L. 10. 23.  
 Kirchner, H. S. 31.  
 Klähu, H. 28.  
 Klebahn, H. 11.  
 Klebs, G. 19.  
 Kniep, H. 4.  
 Knoop, L., 21.  
 Kohs, S. C. 25.  
 Kohlbrugge, J. H. F. 4.  
 Koldrup, C. F. 37.  
 Koernicke, M. 4.  
 Kormos, Th. 4.  
 Krause, P. G. 27.  
 Krenkel, E. 27.  
 Krumbeck, L. 31.  
 Kuhlmann, A. H. 25.  
 Kühn, A. 21.  
 Küster, E. 11.  
 Lakon, G. 4.  
 Lamarec 31.

Laquer, B. 25.  
 Larsson, R. 4.  
 Lashley, K. 15.  
 Latter, O. 21.  
 Laughlin, H. H. 4.  
 Laurens, H. 15.  
 Lee, A. 25.  
 Leidner, R. 23.  
 Lesage, P. 4.  
 Leuthardt, F. 35.  
 Leveillé 11.  
 Lewis, C. L. 23.  
 Liebus, A. 28.  
 Liff, J. 15.  
 Lipschütz, A. 4.  
 Little, C. C. 4. 15.  
 Ljung, E. 24.  
 Lloyd-Jones, O. 15.  
 Loeb, J. 4.  
 Loeb, J. und Chamberlain, M. 15.  
 Loomis, F. B. 34.  
 Longo, B. 11.  
 Lotsy, J. P. 5. 24.  
 Lull, E. L. 27. 34.  
 Lull, R. S. 35.  
 Lumsden, D. 11.  
 Lustig, W. 21.  
 MacDougal, D. T. 5.  
 Maas, O. 15.  
 Macoun, W. T. 24.  
 Malmberg, E. 5.  
 Malte, M. O. and Macann, J. M. 11.  
 Manck, E. 29.  
 Manson, J. 18.  
 Mason, S. 24.  
 Marshall, C. G. 11.  
 Martin, K. 27.  
 Matsui, J. 11.  
 Mayer-Gmelin, H. 24.  
 Maynard, C. 18.  
 McLearn, F. H. 29.  
 Meirowsky, E. 19.  
 Mehl, M. G. 34.  
 Mehling, E. 16.  
 Meuzel, H. 30.



- Merriam, J. C. 35.  
 Metz, C. W. and Metz, B. S. 16.  
 Meunier, F. 32.  
 Meves, Fr. 21.  
 Meyer, F. N. 25.  
 Middleton, A. 16.  
 Miles, F. C. 21.  
 Miller, L. H. 35.  
 Miller, N. 18.  
 Moberg, J. Chr. 32.  
 Model, R. 31.  
 Mohr, O. L. 22.  
 Moodie, R. L. 32.  
 Morgan, T. H. 5. 16. 22.  
 Morgan, T. H. and Plough, H. 16.  
 Munk, M. 5. 11.  
 Murbeck, S. v. 19.  
 Myrtle-Shepherd, F. 24.  
  
 Nagel, K. 37.  
 Nachtsheim, H. 16. 22.  
 Nathorst, A. G. 37.  
 Natzmer, G. v. 5.  
 Newman, H. 16.  
 Nielsen, K. Br. 29.  
 Nilsson-Ehle, H. 5. 11. 24.  
 Norregaard, E. M. 27.  
 Norton, J. B. 11.  
  
 Oertel, W. 34.  
 Oetken, W. † 11.  
 Olsson, P. G. 11.  
 Oppenheim, P. 27.  
 Oppliger, F. 29.  
 Ortlepp, K. 11.  
 Osborn, H. F. 5.  
 Ossian-Dahlgren, K. V. 11.  
 Ossipow, W. 25.  
  
 Painter, Th. 16. 21.  
 Pearl, R. 5. 16.  
 Pearl, R. and Surface, F. M. 11.  
 Pearson, K. 16.  
 Pearson, K. and Jaederholm, G. A. 18.  
 Penecke, K. A. 27.  
 Perkins, L. L. 11.  
  
 Perry, F. E. 11.  
 Pézard, A. 16.  
 Phillips, J. 16.  
 Plowman, A. B. 20.  
 Pia, J. v. 32.  
 Pierce, N. B. 5.  
 Piper, C. V. 20.  
 Pittauer, G. 11.  
 Popenoe, P. 25.  
 Potonié, H. 37.  
 Prell, H. 16.  
 Price, Armstrong 27. 37.  
 Pribram, H. 18.  
 Principi, P. 29.  
 Pujjula, P. J. 5.  
 Punnett, R. 16.  
 Punnett, R. und Bailey, P. 16.  
  
 Quiring, H. 30.  
 Quitzow, W. 33.  
  
 Rasmuson, H. 11.  
 Ravn, J. P. J. 32.  
 Raymond, P. E. 29.  
 Redfield, C. L. 5.  
 Reichenau, W. v. 35.  
 Reid, Cl. & Reid, El. 37.  
 Reinke, J. 5. 12.  
 Rendle, A. B. 5.  
 Reis, J. M. D. 25.  
 Reisinger, L. 16.  
 Research Committee on Animal Breeding 26.  
 Richet, C. 12.  
 Richardson, A. E. V. 5.  
 Riebold, G. 18.  
 Richter, R. 32.  
 Rosanoff, A. J. and Martin, H. E. 2 i.  
 Rosén, D. 12.  
 Rothes, G. 25.  
 Rowan, W., Parker, K. und Bell, J. 16.  
 Rucker, W. C. 26.  
 Rümker, v. 5.  
  
 Salfeld, H. 32.  
 Saunders, E. R. 5. 12.

- Savage, T. E. 27.  
 Sazyperow, Th. 12.  
 Schaffner, J. H. 6. 12.  
 Schander, R. 24.  
 Schaxel, J. 6.  
 Scheffelt, E. 6.  
 Schiemann, E. 6.  
 Schleip, W. 17.  
 Schlesinger, G. 33.  
 Schmidt, J. 12.  
 Schmidt, A. 21.  
 Schneider, H. 12.  
 Schneider-Orelli, O. 17.  
 Schreiner, O. and Skinner, J. J. 12.  
 Schuler, E. W. 32.  
 Schulz, A. 6. 20.  
 Schultz, W. 17.  
 Schwalbe, G. 36.  
 Schweitzer, A. 17.  
 Schwerz, F. 19.  
 Scott, E. L. and Pike, F. H. 6.  
 Sefve, J. 36.  
 Sellards, E. H. 34. 36.  
 Servit, M. 12. 24.  
 Shamel, A. D. 12.  
 Shiner, H. W. 26.  
 Shufeldt, R. W. 35.  
 Shull, Ch. A. 12.  
 Shull, F. 17.  
 Shull, G. H. 6.  
 Sirks, M. J. 6. 12. 24.  
 Simon, J. 20.  
 Sinclair, W. J. 36.  
 Sinnott, E. W. and Bailey, J. W. 20. 37.  
 Slocum, R. R. 25.  
 Smith, J. P. 27.  
 Sobolew, D. 32.  
 Soergel, W. 27. 36.  
 Sollas, W. J. 36.  
 Spemann, 22.  
 Stäger, R. 12.  
 Standfuß, M. 17.  
 Stannus, H. 19.  
 Stark, M. 17.  
 Stärk, P. 12.  
 Staub, W. 27.  
 Stehlin, H. G. 36.  
 Stickers, J. 6.  
 Stock, Ch. 36.  
 Stocking, R. 17.  
 Stolley, E. 32.  
 Stopes, M. C. 37.  
 Stout, A. B. 12.  
 Straus, H. 13.  
 Stremme-Täuber, A. 28.  
 Stromer, E. v. 33. 34.  
 Strübin, K. 31.  
 Stuart, W. 24.  
 Sturtevant, A. H. 17. 22.  
 Summer, F. B. 17. 21.  
 Sündermann, E. 13.  
 Surface, F. M. and Pearl, R. 24.  
 Suter, H. 30.  
 Tammes, T. 13.  
 Tanaka, Y. 22.  
 Teppner, W. 36.  
 Terebinskij, W. 19.  
 Tesch, J. J. 26.  
 Tesch, P. 30.  
 Thomas, I. 30.  
 Thorndike, E. L. 19.  
 Tischler, G. 20. 21.  
 Tisk, L. 21.  
 Toenniessen, E. 13.  
 Toula, Fr. 28.  
 Tritschler 24.  
 Tröndle, A. 6.  
 Troxell, E. L. 36.  
 Tschermak, A. v. 17.  
 Tschermak, E. v. 6.  
 Tutzson, J. 38.  
 Twenhofel, W. H. 28.  
 Ubisch, G. v. 13.  
 Ude, J. 6.  
 Ulander, A. 24.  
 Versluys, J. 34.  
 Vestergaard, H. A. B. 13.  
 Vetter, J. G. 13.  
 Vinassa de Regny, P. 28. 29. 38.

- |                        |                                  |
|------------------------|----------------------------------|
| Vogt, R. 24.           | Wiesner, J. v. 6.                |
| Vollmann, F. 13.       | Wight, W. F. 13.                 |
| Vries, H. de 13.       | Willis, J. G. 13. 20.            |
|                        | Williams, C. V. 13.              |
| Walcott, C. D. 26. 38. | Williston, S. W. 34.             |
| Walton, L. B. 13.      | Wilsdorf, G. 25.                 |
| Walte, H. 26.          | Wiman, C. 34.                    |
| Wanner, J. 28. 29.     | Witschi, E. 22.                  |
| Wasmann, S. 17.        | Witte, H. 24.                    |
| Wecke, E. 25.          | Wittmack, L. 20.                 |
| Wedekind, R. 32.       | Wolfe, J. J. 6.                  |
| Wedekind, W. 17.       | Wood, E. 29.                     |
| Wehrli, L. 38.         | Wright, S. 17.                   |
| Weinzierl, T. v. 24.   | Wrzosek, A. und Maciesza, A. 17. |
| Weller, St. 30.        |                                  |
| Welter, O. A. 32.      | Zade, A. 20.                     |
| Wenz, W. 31.           | Zederbauer, E. 13.               |
| Wentworth, E. N. 6.    | Zeleny, C. and Faust, E. 17.     |
| Werner, F. 6.          | Zeleny, C. and Mattoon, E. 17.   |
| Wester, P. J. 24.      | Zeleny, C. und Senay, C. 22.     |
| Wheldale, M. 6.        | Ziegler, H. E. 21.               |
| Wickham, H. F. 33.     | Zimmermann, W., 13.              |
| Wieland, G. R. 38.     | Zweibaum, J. 22.                 |



**ZEITSCHRIFT**  
FÜR  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
UND  
**VERERBUNGSLEHRE**

---

HERAUSGEGEBEN VON

HAUR (BERLIN), C. CORRENS (DAHLEM-BERLIN), V. HAECKER (HALLE),  
G. STEINMANN (BONN), R. V. WETTSTEIN (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

---

LEIPZIG

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

1915

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 24 Druckbogen bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Friedrichshagen bei Berlin,**  
zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die  
**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**  
**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Herausgeber Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Separata ohne besonderen Titel auf dem Umschlag gratis geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Gratis-Separata zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 18 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 4 Mk. 50 Pfg. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Separata gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 5 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.

## **Einführung in die experimentelle Vererbungslehre**

von Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur. Zweite, vermehrte und neu bearbeitete Auflage. Mit 131 Textfiguren und 10 farbigen Tafeln. Geh. 14 Mk. 50 Pfg., geb. 15 Mk. 50 Pfg.

# Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden, insbesondere über den Einfluß des Reifegrades der Gameten auf die Vererbungsrichtung.

Experimentelle Untersuchungen an vierarmigen  $F_1$ -Pluteis der Kreuzung  
*Strongylocentrotus lividus* ♂  $\times$  *Sphaerechinus granularis* ♀.

Von O. Koehler.

Mit 7 Figuren und 16 Tabellen im Text.

Aus der Zoologischen Station zu Neapel.

(Eingegangen am 14. Mai 1914.)

## Inhaltsverzeichnis.

### Einleitung.

Kurze Literaturübersicht, Widersprüche hinsichtlich der Ursachen der Variabilität (4—6). — Definitionen: „Gleichelterige“, „ungleichelterige“ Variabilität (7); „äußere“ und „innere“ Faktoren (7—9); Modifikationen, Kombinationen und Mutationen (9/10). — Fragestellung (7, 10); Gedankengang und Hauptergebnis der Untersuchung (10—13).

### A. Material und Methoden.

1. Die Eltertiere: Fundorte, Lebensbedingungen und Lebensfähigkeit der Seeigel am Fundorte und im Aquarium (13—14).
  2. Die  $F_1$ -Generation:
    - a) Befruchtung (15—16), äußere Bedingungen bei der Aufzucht (16, 17).
    - b) Gesundheitszustand und Lebensfähigkeit der Bastarde (17).
    - c) Alter der Larven, „ausgewachsene“ Larven, Zeitpunkt der Fixierung (17), Herstellung der Präparate usw. (18).
  3. Die untersuchten Merkmale der  $F_1$ -Larven und der Larven der Elterarten.
    - a) Skelette der Elterlarven, Typus und Variabilitätsbreite:
      - $\alpha$ ) *Strongylocentrotus* (19—22).
      - $\beta$ ) *Sphaerechinus* (22—27).
      - $\gamma$ ) Vergleich der beiden Pluteus-Typen (27—31).
- Tabellarische Zusammenfassung der transgredierend variablen und konstant differenten Merkmale (31).

## b) Skelette der Bastardlarven:

- α) Variabilitätsbreite und Typus, d. h. Mittelwerte aus sämtlichen untersuchten Bastardlarven (31—36). Zusammenfassung (36).
- β) Variabilität der Mittelwerte beim Vergleich einzelner Zuchten (36—37).
- γ) Katalog der in den Tabellen verzeichneten Merkmale und der dafür gebrauchten Abkürzungen
  - γ<sub>1</sub>) für die ausführlichen, hier i. a. nicht reproduzierten Tabellen (37—41),
  - γ<sub>2</sub>) für die abgekürzten reproduzierten Tabellen (43—44).

**B. Genauigkeit,**

- d. h. Zuverlässigkeit der Mittelwerte für die Merkmale einzelner Zuchten (44—60).
- 1. Biologische, in der Eigenart des Materials begründete Fehlerquellen (44—52).
  - a) Larvenmerkmale statt Merkmale erwachsener Tiere (44—45).
  - b) Größe der Variabilität der untersuchten Merkmale; transgredierende Variabilität der Elterarten (45—47).
  - c) Die Vererbungsrichtung scheinbar vom Gesundheitszustande der Larven abhängig (Doncaster) (47—50). Ausschaltung dieser Fehlerquelle, indem nur gesunde ausgewachsene Larven gemessen werden (50).
  - d) Selektive Sterblichkeit (50—52). Tabelle S. 52/53.
- 2. Statistische Fehler bei der Mittelwertsbestimmung (52—60). Vorbedingung: Rein zufallsmäßige Auswahl der untersuchten Larven (53—54). Genauigkeit der Mittelwerte
  - a) bei fluktuierender Variabilität (Längenmessungen) (54—57),
  - b) bei alternierender Variabilität (Prozentzahlen von Skelethälften) (57—60).

**C. Die Versuche (60—163).**

- I. Versuche mit Nachkommen eines Elterpaares, Vergleich von Geschwisterzuchten (60—141).
- 1. Versuche mit identischem Gametenmaterial unter dem Einflusse verschiedener Milieufaktoren (61—110).
 

Vorbemerkungen über die Ausführung dieser Versuche (61—65).

  - a) Sauerstoffreichtum vor, bei und nach der Befruchtung (65—66). Tab. 1, S. 66/67.
  - b) Salzkonzentration vor, bei und nach der Befruchtung (66—69). Tab. 2, S. 68/69.
  - c) Alkalinität (69—83)
    - α) vor und bei der Befruchtung (70—73); Tab. 3, S. 72/73,
    - β) nach der Befruchtung (73—83); Tab. 4a, S. 74/75; Tab. 4b und 4c, S. 78/79; Tab. 4d, S. 80/81; Tab. 4d', S. 82.
  - d) Temperatur (83—110).
    - α) *Strongylocentrotus* (85—87). Tab. 5, S. 86.
    - β) *Sphaerechinus* (87—92). Tab. 6, S. 88/89.
    - γ) Bastarde (92—110). Tab. 7, S. 96—103.

Zusammenfassung von d) auf S. 107—108.
- 2. Versuche mit verschiedenem Gametenmaterial desselben Elterpaares unter identischen chemisch-physikalischen Einflüssen des Seewassers (110—141).
  - e) Versuche mit spontanen, mittleren und zurückgehaltenen Gameten (111—127).
    - α) Spontane und zurückgehaltene Gameten (111—122). Tab. 8, S. 114—117; Tab. 8a, S. 119; Tab. 8b, S. 120.

g) Mittlere Gameten im Vergleich zu spontanen und zurückgehaltenen Gameten (122—127). Tab. 9, S. 124—125.

f) Bohrversuche (127—141).

Technik und Einwände (Gesundheitszustand 132/133) (129—133).

Die Versuchsergebnisse (133—141). Tab. 10, S. 134—137.

## II. Vergleich der Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare (141—162).

A. Individualpotenz, insbesondere von Seeigeln mit vermutlich gleicher Vorgesichte (142—147). Tab. 11, S. 144/145.

B. Saisondimorphismus (147—162). Tab. 12, S. 148—157; Tab. 13 (Monatsmittelergebnisse) auf S. 161.

Zusammenfassung aller Versuchsergebnisse (162—163).

## D. Versuch einer Erklärung der Versuchsergebnisse<sup>1)</sup>.

### I. Gleichelterige Variabilität.

Tatsache und Form der Abhängigkeit der vererbenden Kraft der Gameten von ihrem Alter (Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten, Bohrversuche).

### II. Ungleichelterige Variabilität (Individualpotenz, sog. Saisondimorphismus).

### III. Die bisher angewandten indifferenten Ausdrücke wie „Vererbungskraft“, „Durchschlagskraft“ bezeichnen in Wirklichkeit die Valenz der Erbfaktoren.

### IV. Frage nach den Ursachen der Valenzschwankung:

Die Entwicklungsfähigkeit der Eier (Oocytenversuche, Sterblichkeit späterer Larvenstadien, Versuche mit „überreifen“ Eiern) und die Valenz des Erbfaktorenkomplexes sind zwei Funktionen des Gametenalters. — Begriff des Reifegrades.

### V. Die Valenzschwankung im Erbfaktorenkomplexe ist eine Funktion des Reifegrades des Gameten.

## E. Anhang.

### I. Die Variabilität weiterer morphologischer und entwicklungsphysiologischer Eigenschaften der Gameten, insbesondere der Eier, und ihre Abhängigkeit vom Gametenalter:

Prozentzahlen der Oocyten, Quellbarkeit der Gallerthüllen, Kerngrößen der unbefruchteten Eier, Pigmentverteilung im Ei, Beschaffenheit des Eiplasmas. — Entwicklungsfähigkeit bei verschiedener Temperatur, Neigung zur Parthenogenese, Prozentzahl bastardbefruchteter Eier, Neigung zur Polyspermie.

### II. Über die zeitlichen Verhältnisse bei der Geschlechtszellenbildung:

Variabilität der Gonadenmerkmale (bei verschiedenen Individuen, zu verschiedenen Jahreszeiten): Füllungsgrad und Farbe der Gonade, zyklische Vorgänge an den sog. Nährzellen, das quantitative Verhältnis der sog. Nährzellen und der Geschlechtszellen in der Gonade.

## F. Allgemeiner Teil.

### 1. Johannsens vier Einwände gegen die Annahme einer variablen Valenz.

### 2. In welche Kategorie der Variabilitätsursachen E. Baur's (vgl. Einleitung, S. 10) sind die Valenzschwankungen einzureihen?

<sup>1)</sup> Für diesen Abschnitt sowie für die folgenden erscheint das ausführliche Inhaltsverzeichnis mit den Seitenzahlen zu Beginn des zweiten Teiles dieser Arbeit im zweiten Doppelhefte des Jahrganges.



3. Die zytologischen Befunde anderer Autoren an meinem Objekt widersprechen meiner Deutung der Vererbungstatsachen nicht.
4. Vergleich meiner Auffassung mit den Erfahrungen anderer Autoren. Die Möglichkeit von Verallgemeinerungen.

#### G. Zusammenfassung.

#### Verzeichnis der tabellarischen Übersichten über die Versuchsergebnisse.

Selektive Sterblichkeit. S. 52/53.

Tabelle 1. Sauerstoffreichtum. S. 66/67.

„ 2. Salzkonzentration. S. 68/69.

„ 3. Alkalinität vor und bei der Befruchtung. S. 72/73.

„ 4—4d'. Alkalinität nach der Befruchtung. S. 74/75, 78/79, 80/81, 82.

„ 5. Temperatur bei *Strongylocentrotus*. S. 86.

„ 6. Temperatur bei *Sphaerechinus*. S. 88/89.

„ 7. Temperatur bei den Bastarden. S. 96—103.

„ 8—8b. Spontane und zurückgehaltene Gameten. S. 114—117, 119, 120.

„ 9. Mittlere, spontane und zurückgehaltene Gameten. S. 124—125.

„ 10. Bohrversuche. S. 134—137.

„ 11. Individualpotenz bei vermutlich gleicher Vorgeschichte. S. 144/145.

„ 12. Saisondimorphismus. Einzelzuchten. S. 148—157.

„ 13. Saisondimorphismus. Monatsmittelwerte. S. 160/161.

„ 14a—14b. Prozentzahlen der Oocyten.

„ 15a—15c. Quellbarkeit der Gallerthüllen.

„ 16. Kerngrößen unbefruchteter Eier.

} Tabelle 14—16 folgen im  
} zweiten Teile dieser Arbeit.

Wie die eingehenden Untersuchungen verschiedener Autoren gezeigt haben, besteht bei den Bastardlarven der F<sub>1</sub>-Generation aus der Kreuzung *Strongylocentrotus* ♂ × *Sphaerechinus* ♀ eine nicht unbedeutende Variabilität der untersuchten Merkmale am Larvenskelett. Wie wenig aber durch diese Arbeiten Übereinstimmung in der Frage nach den Ursachen dieser Variabilität erzielt wurde, mag die folgende kurze summarische Literaturübersicht zeigen.

Nach den in anderen Rücksichten wertvollen, aber weniger extensiven Untersuchungen von Boveri (1889), Seeliger (1894), Morgan (1895), Driesch (1898) und Steinbrück (1902) führte Vernon (1898, 1900) als erster umfangreiche Bastardierungen der beiden oben genannten Spezies aus und studierte die Variabilität der Skelettmerkmale an einem großen Materiale. Nach seinen Untersuchungen verhalten sich die Bastarde hinsichtlich der untersuchten Merkmale multiform intermediär; die Mittelwerte der Variationsreihen für die Nachkommenschaften verschiedener Elternpaare sind insofern verschieden, als sie bei Bastardierungen im Sommer der mütterlichen, im Winter aber der väterlichen

Seite näher liegen: Im Sommer sind die Bastarde *Sphaerechinus*-ähnlich, im Winter *Strongylocentrotus*-ähnlich, es besteht also ein Saisondimorphismus der F<sub>1</sub>-Larven. Doncaster (1904) bestätigte dieses Resultat im wesentlichen, ebenso wie auch Herbst (II) die Larven verschiedener Monate verschieden stark mutterähnlich fand.

Ferner brachte Doncaster aber die weitere bedeutsame Tatsache bei, die dem Saisondimorphismus in gewissem Sinne entgegengesetzt zu sein scheint, daß je nach der zufälligen Wahl der Elterntiere auch am gleichen Tage angestellte Kreuzungen höchst verschiedene Ergebnisse haben können. So setzte beispielsweise häufig ein *Strong.* ♂ a, mit zwei *Sph.* ♀♀ A und B gekreuzt, seine Merkmale in stärkerem Maße durch als ein anderes *Strong.* ♂ b, welches der Autor mit den gleichen beiden ♀♀ kreuzte. Dasselbe konnte auch für die ♀♀ gelten, wenn man sie beide mit den gleichen ♂♂ befruchtete. Setze ich zur Veranschaulichung die Ziffer 100 als den rein mütterlichen Mittelwert, 0 als den rein väterlichen Mittelwert für irgend ein Merkmal an, so konnten etwa die Nachkommen aus der Kreuzung Aa den Mittelwert 80, die von Ab aber den Mittelwert 40 ergeben, während aus Ba der Mittelwert 50, aus Bb aber 25 erhalten wurde. — Hinsichtlich der Pigmentverteilung und Pigmentmenge hatte schon 1903 Boveri ein gleiches Verhalten aufgedeckt. Er fand sowohl bei der Bastardierung von *Sphaerechinus* mit *Strongylocentrotus*, wie auch bei den artgleichen Befruchtungen, „daß verschiedenes Sperma in gleichen Eiern verschiedenen Pigmentgehalt bedingen kann“, ferner auch, „daß gleiches Sperma in verschiedenen Eiern, sogar solchen von zweierlei Arten, die Pigmentierung in gleicher Weise beeinflußt“. — Kurz gesagt, jedem Individuum kommt offenbar die Fähigkeit zu, einen bestimmten Speziescharakter stärker oder schwächer zu vererben, als ein anderes Tier es tut; jeder Seeigel hat hinsichtlich der Vererbung seiner Speziesseigenschaften eine Individualpotenz.

Während Doncaster über die Ursachen der Individualpotenz nichts weiteres ausmachte, versuchte er den Saisondimorphismus durch die Einwirkung von Wärme und Kälte auf die Larven während ihrer Entwicklung zu erklären. Da nach seinen Angaben stets Winterlarven durch Wärme *Sphaerechinus*-ähnlich, Sommerlarven durch Kälte *Strongylocentrotus*-ähnlich werden — Beobachtungen, die auch Herbst bestätigte — so sollte der äußere Faktor der Temperatur allein die als Saisondimorphismus bezeichnete Variabilität der Mittelwerte von Nachkommen verschiedener Elterpaare hervorrufen. Tennant wollte noch

einen anderen Milieufaktor, den Alkalinitätsgrad des Seewassers, im gleichen Sinne verwertet wissen. Herbst aber kam mit äußeren Faktoren nicht aus und mußte noch einen anderen „unbekannten Faktor“ in die Rechnung einführen, der zu verschiedener Zeit in verschiedener Stärke einwirkte. Vernon dagegen versucht, die Erklärung des Saisondimorphismus ausschließlich durch innere Faktoren zu geben: er nahm an, *Strongylocentrotus* sei im Winter maximal „reif“, im Sommer maximal „unreif“, während *Sphaerechinus* sich eher genau umgekehrt verhalte oder aber das ganze Jahr über etwa ziemlich gleich reif sei. Somit sei denn die Vererbungsrichtung dem „Reifegrade“ direkt proportional: je „reifer“ ein Tier sei, um so stärker setze es sich bei der Befruchtung durch.

Herbst gewann dann in seinen späteren experimentellen Studien, wo die Eier vor der Befruchtung mit chemischen oder physikalischen Mitteln beeinflusst wurden, die Anschauung, die Vererbungsrichtung hänge ganz allgemein ab vom Massenverhältnis väterlichen und mütterlichen Chromatins. So sprach er die Vermutung aus, es möchte auch bei der Bastardierung normaler, nicht vorbehandelter Gameten die Ausgangsgröße des weiblichen Vorkernes den Ausschlag geben. Diese Annahme würde besonders geeignet sein zum Verständnis der Individualpotenz. Bewiesen wurde sie jedoch, wenigstens was die normalen Bastarde betrifft, in keiner Weise. Auch steht seine Annahme (H), daß der Grund des Schwankens der Vererbungsrichtung verschiedener Gelege ausschließlich bei den Eiern zu suchen sei, in Widerspruch zu der schon von Doncaster erhobenen sicheren Tatsache der nicht selten verschiedenen Individualpotenz mehrerer *Strong.* ♂♂.

Somit stehen sich hier eine Menge von Widersprüchen gegenüber. Es ist unklar, ob „äußere“ oder „innere“ Faktoren die Erscheinungen des Saisondimorphismus und der Individualpotenz hervorrufen; und die Möglichkeiten einer experimentellen Entscheidung sind, wie ich unten zu zeigen hoffe, durch die genannten Autoren durchaus noch nicht erschöpft. Besonders scheinen sich mir aber alle ihre Überlegungen nur auf die Frage zu beziehen, warum verschiedene Elterntiere verschiedene Nachkommenschaften haben, d. h. warum die Mittelwerte der Variationskurven der einzelnen Nachkommenschaften untereinander verschieden sind. Weshalb aber die Nachkommen eines und desselben Eltertpaares verschieden sind, d. h. weshalb überhaupt Variationskurven bei der Betrachtung von Geschwisterlarven entstehen, warum die Geschwisterlarven multiform, nicht uniform intermediär ausfallen, darüber finden sich bisher keine Angaben.

Ich will daher von vornherein zwei Arten der Variabilität bei den  $F_1$ -Larven unterscheiden, die gleichelterige Variabilität (Variabilität von Nachkommen desselben Elterpaares, d. h. von Geschwistern, ausgedrückt in Variationskurven) und die ungleichelterige Variabilität (Variabilität der Mittelwerte verschiedener gleichelteriger Variationskurven, in anderen Worten Variabilität der Mittelwerte von Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare, bisher bekannt als Saisondimorphismus und Individualpotenz). Und die Fragestellung der vorliegenden Arbeit ist damit gleichzeitig ausgesprochen: Warum besteht gleichelterige Variabilität, d. h. warum sind Geschwisterlarven multiform, nicht aber uniform intermediär; und warum besteht ungleichelterige Variabilität, d. h. warum vererben verschiedene Individuen die Artmerkmale verschieden stark?

Die Ursachen der bestimmt gerichteten Entwicklung eines Organismus teilt man dem Herkommen nach bekanntlich in „äußere“ und „innere“ ein. Da nun eine Variabilität nur da zustandekommen kann, wo die Gestaltungsursachen für jeden einzelnen entstehenden Organismus irgendwie verschieden sind, so müßte unsere Analyse ebenfalls von der Frage ausgehen, ob die Ursachen der Variabilität vorwiegend oder ausschließlich äußere oder innere seien. Fragt man sich nun, auf welchen Gegenstand eigentlich sich die Bezeichnungen „äußere“ und „innere“ Ursachen beziehen, so begegnet man großer Unklarheit. Manche beziehen diese Ortsbezeichnungen auf den ganzen Organismus, andere auf die Gonade, wieder andere auf die Geschlechtszelle. Logischerweise sollte man diejenigen Ursachen, welche im Keimplasma liegen, als innere, alle außerhalb des Keimplasmas liegenden Ursachen aber als äußere bezeichnen. Demnach wären innere Ursachen oder Faktoren das Vorhandensein oder Fehlen bestimmter Anlagen (Erbfaktoren, Determinanten, Gene) für einzelne Merkmale in dem Ei oder dem Spermatozoon, welche dann verschiedene Merkmale oder Ausbildungsgrade eines Merkmales hervorrufen müssen, je nachdem ob sie einzeln oder in größerer Anzahl, mit diesen oder jenen anderen Determinanten kombiniert, im Gameten enthalten sind und bei der Befruchtung in der Zygote in dieser oder jener Weise zusammentreffen.

Treffen ferner hierbei zwei entgegengesetzte Determinanten für das gleiche Merkmal, sog. allelomorphe Determinanten, z. B. eine Rot- und eine Weißanlage für die Blütenfarbe, in der  $F_1$ -Zygote zusammen, so entscheidet bekanntlich das Valenzverhältnis, d. h. das Verhältnis der Durchschlagskräfte beider Determinanten, über die endgültige Er-

scheinungsweise des Merkmales. Ist eine Anlage durchweg stärker als die entgegengesetzte, so schlagen alle Individuen der  $F_1$ -Generation in gleicher Weise nach demjenigen Elter, der die stärkere Determinante in die Zygote einführte. Das Valenzverhältnis ist hier das der Dominanz,  $F_1$  ist uniform. Ist die eine Determinante stets genau ebenso stark und durchschlagskräftig wie die entgegengesetzte, so wird  $F_1$  uniform intermediär. Würde aber das Valenzverhältnis nicht in allen Zygoten dasselbe sein, sondern etwa der Gamet a seine Determinante in stärkerer Valenz einführen als sein Brüdergamet b, und das entweder in einem oder auch in beiden Geschlechtern, so müßte  $F_1$  multiform intermediär ausfallen. Solange man nun nicht weiß, worauf die gelegentlich tatsächlich beobachteten Schwankungen des Valenzverhältnisses (beispielsweise bei Towers *Leptinotarsa*-Kreuzungen unter verschiedenem Milieu) beruhen, läßt sich die Valenz weder den inneren noch den äußeren Faktoren mit Sicherheit zurechnen.

Als äußere Faktoren müssen alle die Ursachen des Entwicklungsgeschehens bezeichnet werden, die außerhalb des Keimplasmas liegen.

Alle Einwirkungen also, die das Keimplasma von außen her in irgend welcher Weise beeinflussen, derart, daß die Entwicklungsfaktoren das Merkmal, welches sie determinieren, in verschiedenem Ausbildungsgrade erscheinen lassen, sind äußere Faktoren. In erster Linie stehen hier natürlich die chemisch-physikalischen Verhältnisse des Milieus, in welchem sich die Zygote entwickelt, also bei marinen Organismen die Temperatur, der Salzgehalt, der Alkalitätsgrad, der Sauerstoffreichtum des Seewassers, die Intensität und Zusammensetzung des Lichts, die Nahrungsmenge usw., wie sie der Keim bei seiner Entwicklung vorfindet. Zweitens kommen äußere Einwirkungen auf die Gameten vor der Befruchtung in Betracht, wie sie entweder draußen im Seewasser nach ihrer Ablage, oder aber auch schon in der Gonade zur Zeit ihrer Ausbildung oder nach deren Abschluß bestanden haben könnten. Drittens endlich müßte man selbst gewisse Prozesse innerhalb des Gameten als äußere Faktoren bezeichnen, wenn man es unternimmt, das Keimplasma im Gameten auf bestimmte Teile desselben, z. B. auf das in die Chromosome eingehende Chromatin zu lokalisieren. Liegen die Träger der Determinanten in den Chromosomen, wie man nach dem heutigen Stande unseres Wissens anzunehmen wohl berechtigt ist, so könnten die Stoffwechselvorgänge im Plasma des Gameten als äußere Faktoren auf die Determinanten einwirken. Und nur dann, wenn man



den materiellen Trägern der Erbfaktoren selbst, wie sie in den Chromosomen beieinander liegen, autonom an ihnen ablaufende Veränderungen zuschreibt, bei denen ihre „prospektive Potenz“ sich ändert, dürfte man diese autonomen Prozesse als innere Faktoren bezeichnen.

Wie man sieht, muß demnach die Unterscheidung innerer oder äußerer Faktoren in gewissen Fällen je nach den spezielleren Anschauungen einzelner Autoren über die zytologischen Grundlagen der Vererbung schwanken. Es ist daher ratsam, zunächst auf eindeutiger bestimmte Begriffe zurückzugreifen, wozu ich die von E. Baur (1909) aufgestellten Kategorien der Variabilität wählen möchte.

E. Baur (1911, S. 191) unterscheidet nach den Ursachen, welche das Auftreten ganz bestimmter, untereinander verschiedener Varianten bedingen, drei Gruppen von Varianten, nämlich Modifikationen, Kombinationen und Mutationen. Bei der Definition dieser drei Kategorien halte ich es der Einheitlichkeit halber für wünschenswert, nicht einfach somatische und keimplasmatische Veränderungen gegenüberzustellen, sondern auch bei den Modifikationen auf die Erbfaktoren zurückzugreifen. — Bekanntlich ändert sich ja der ausgewachsene Organismus unter dem Einflusse des Milieus nur noch in sehr beschränktem Maße. Finden in einem Organe keine Zellteilungen mehr statt, so kann zwar dennoch sein Ausbildungsgrad, sein Habitus durch die Art der Ernährung, durch den Gebrauch, die Abnutzung usw. verändert werden: das Horn einer alten Kuh kann sich abstoßen, eine alternde Ganglienzelle kann ihre Funktion einstellen. Dennoch wird man solche Fälle kaum als Modifikationen in Anspruch nehmen. Man könnte Männer im besten Alter, deren Großhirnrinden verschieden gut funktionieren, ohne weiteres als Modifikationen gegenüberstellen, und wird dennoch nicht sagen, es sei eine Modifikation eingetreten, wenn von zwei, im besten Alter gleich intelligenten Männern der eine als Greis dem Marasmus verfällt. Allgemein gesprochen: in Organen, die keiner Zellteilungen mehr fähig sind, ändert sich zwar noch der Gesundheitszustand und damit der Habitus; aber Modifikationen einzugehen ist solch ein Organ nicht mehr fähig. Vielmehr erscheint das Auftreten von Modifikationen gebunden an das Vorkommen von Zellteilungen: zur Zeit des vollen Wachstums sind die Organe am stärksten modifizierbar. Nun nennt man diejenigen intrazellulären Ursachen, die es bedingen, daß die Organzelle, bei gleichbleibenden äußeren Bedingungen, ihre spezifischen Charaktere über die Zellteilung hinaus beibehält, die Entwicklungsfaktoren der Zelle; bei den Gameten aber, die sich zur Zygote vereinigen, aus

welcher alle Organzellen durch Teilung hervorgehen, redet man von Erbfaktoren. So kommt man zu der Formulierung, daß im Laufe der Ontogenese die Erbfaktoren zu Entwicklungsfaktoren werden. Durch diesen Satz wird die im folgenden gegebene Definition der Modifikation, soviel ich sehe, verständlich und notwendig.

Modifikationen sind Varianten, hervorgerufen durch die Verschiedenheit von Milieufaktoren, welche selten vor, meistens nach der Befruchtung die Erbfaktoren in den Gameten vorübergehend, beziehungsweise die Entwicklungsfaktoren in der Zygote und ihren Deszenten verändern. Da die Erb- (beziehungsweise Entwicklungs-) faktoren hier nur verändert werden, nicht aber neue Faktoren zugefügt oder alte weggenommen werden, und da die Veränderungen an den Erbfaktoren nur vorübergehender Natur sind, so sind Modifikationen nicht erblich. — Kombinationen sind Varianten, welche durch das Zusammentreffen verschiedener Erbfaktoren mendelistischer Natur bei der Befruchtung zustande kommen. Sie züchten teils rein weiter (homozygotische Kombinationen), teils spalten sie in späteren Generationen (heterozygotische Kombinationen). Mutationen endlich werden hervorgerufen durch bleibende Veränderungen am Erbfaktorenkomplex (Ausfall eines Faktors u. a.) des Gameten.

Mutationen sind nun, falls man ihr Vorkommen überhaupt als bewiesen ansieht, so selten, daß sie zur Erklärung einer so umfangreichen Variabilität, wie sie beispielsweise in meinem Falle zu beobachten ist (reinermaßen stetige Variationskurven), nicht in Betracht kommen. Wenn also das Baurische Schema der Variabilitätsursachen vollständig ist, so müßte meine Fragestellung lauten: Sind die einzelnen Varianten bei gleichelteriger wie bei ungleichelteriger Variabilität der *Str.*- *Sph.*-Bastarde Modifikationen oder Kombinationen im Sinne Baur's?

Man sollte meinen, daß eine Entscheidung dieser Frage bei dem von mir untersuchten Objekte vorläufig hätte unmöglich sein müssen. Denn das sicherste Mittel, um Modifikationen von Kombinationen zu unterscheiden, ist bekanntlich das über mehrere Generationen fortgesetzte Erbllichkeitsexperiment. Züchtet man  $F_2$  und es treten Spaltungen ein, so muß es sich um Kombinationen handeln. Eine Aufzucht von  $F_2$ -Generationen ist aber bisher bei Seeigeln noch nicht geglückt. So habe auch ich nur mit  $F_1$  gearbeitet, und zwar sogar nur mit relativ jungen Larvenstadien, nämlich dem vierarmigen Pluteus von der Größe, wie sie in sterilem Wasser allein auf Kosten der dem Ei mitgegebenen Nährstoffe erreicht wird. —

Die rein beschreibende Variationsstatistik aber, welche das einzige Mittel zur Untersuchung einer einzelnen Generation darzustellen scheint, gibt naturgemäß gar keine Mittel an die Hand, um über die Ursachen der Variabilität irgend etwas auszusagen. Trotzdem war es auf experimentellem Wege möglich, soweit vorzudringen, daß, wie ich hoffe, mittelmäßige Ergebnisse erzielt wurden.

Gerade als Modifikationen müssen sich Varianten bereits in der  $F_1$ -Generation erkennen lassen. Wenn nämlich die Nachkommenschaft eines Elterpaares in verschiedenen Zuchtschalen aufgezogen wird, die unter verschiedenen äußeren Bedingungen stehen — und wenn diese variierten Bedingungen das Auftreten von Modifikationen verursachen — so müssen die gleichelterigen Variationskurven der verschiedenen Zuchtschalen verschiedene Mittelwerte haben. Nehme ich z. B. mit Tennant an, daß der Grad der Mütterlichkeit der Larven vom Alkalinitätsgrade des Seewassers abhinge, so könnte die Variabilität einer gleichelterigen Larvenmenge in einer Zuchtschale darauf beruhen, daß die einzelnen Keime während ihrer Entwicklung am Boden der Zuchtschale in Wasser von verschiedener OH-Ionenkonzentration gelegen hätten (dichter gelegene Eier haben besonders kohlensäurereiches, also besonders schwach alkalisches Wasser um sich) und deshalb so verschieden mutterähnlich ausgefallen wären. Erhöhe ich nun, während alle übrigen Bedingungen gleich bleiben, in einer Zuchtschale die OH-Ionenkonzentration und setze sie in einer anderen Schale herab, so muß der Mittelwert für das einzelne Merkmal in beiden Schalen gegenüber der Normalzucht verschoben werden: ergeben aber alle Zuchtschalen den gleichen Mittelwert, so sind die Varianten der Normalzucht nicht durch den verschiedenen Gehalt des Wassers an OH-Ionen verursacht. Entsprechende Versuche lassen sich für die übrigen Milieufaktoren<sup>1)</sup> anstellen. Ich werde auf diesem Wege die Wirkungslosigkeit aller Milieufaktoren des Seewassers beweisen können, soweit sie auf die Keime während ihrer Entwicklung oder auch auf die Gameten vor der Befruchtung nach ihrer Ablage im Seewasser eingewirkt haben könnten. Milieufaktoren aber, die auf die Eltertiere zur Zeit der Gametenbildung, oder während die Tiere die fertigen Gameten in ihren Gonaden zurückhielten, in verschiedener Weise eingewirkt haben könnten, kommen bei der Erklärung der gleichelterigen Variabilität nur dann in Betracht, wenn die einzelnen Gameten auf die gleiche Beeinflussung in verschiedener Weise reagieren

<sup>1)</sup> Voraussetzung für die Beweiskraft derartiger Versuche ist freilich das Fehlen einer selektiven Sterblichkeit (vgl. S. 50—52).

(Annahme einer kritischen Periode im Sinne Towers, deren Existenz bisher bei Seeigeln noch nicht bewiesen ist). So könnten Milieufaktoren außerdem nur noch innerhalb der Gonade in verschiedener Weise auf die Gameten eingewirkt haben. Eine getrennte Befruchtung gesonderter Gametengruppen desselben Tieres zeigte auch tatsächlich, daß die Gameten verschiedener Gonadenregionen gelegentlich sehr verschiedene Vererbungstendenzen haben. Nun können in der Gonade an Milieufaktoren für die einzelnen Gameten höchstens die Ernährungsverhältnisse verschieden sein: daß diese aber die Vererbungsrichtung nicht bestimmen, ist erstens von vornherein wahrscheinlich, und wird sich zweitens überdies auch beweisen lassen. Sehr variabel ist dagegen sicherlich ein anderer Faktor, der den Gameten selbst, nicht aber ihrer Umgebung eigentümlich ist, nämlich das Alter der Gameten: und dieses spielt nun offenbar bei der Bestimmung der Vererbungsrichtung eine entscheidende Rolle: es vererben nämlich unter allen Geschwistergameten diejenigen am verschiedensten, die sich im Alter am meisten unterscheiden, wobei unter dem Alter des Gameten die Zeit verstanden wird, die seit dem Ablauf der Reifeteilungen verstrichen ist. — In den Reifeteilungen nun werden die Erbfaktoren (Determinanten) nach Zufallsgesetzen auf die einzelnen Gameten verteilt. Demnach müssen alte und junge Geschwistergameten hinsichtlich ihrer Erbfaktoren identisch sein. Somit können zwar die Varianten in der Nachkommenschaft eines Elternpaares zum Teil Kombinationen sein, nicht aber ausschließlich. In dem Falle nämlich, daß der Elter heterozygot war, entstehen hinsichtlich des Erbfaktorenkomplexes verschiedene Gametensorten, die sich bei der Befruchtung in verschiedener Weise kombinieren. Die Verschiedenheiten in der Vererbungsrichtung junger und alter Gameten desselben Tieres aber können nicht durch Verschiedenheit ihrer Erbfaktoren zustande kommen, denn diese sind bei jungen und alten Gameten eines Tieres identisch, sowohl essentiell wie auch prozentual. Vielmehr müssen diese Verschiedenheiten in der Vererbungsrichtung auf Vorgängen beruhen, die sich im Gameten während seines allmählichen Alterns abspielen, ohne daß dabei Erbfaktoren wegfallen oder hinzutreten könnten. Ich habe Grund anzunehmen, daß es sich in Wirklichkeit um Valenzverschiebungen im Erbfaktorenkomplexe handelt, und komme somit, indem ich dem Sprachgebrauche folgend, jedem Altersabschnitt des Gameten einen bestimmten Reifegrad zurechne, zu dem Satze: Die Valenz des Erbfaktorenkomplexes eines Gameten hängt ab von seinem Reifegrade: in diesem Satze erblicke ich das Hauptergebnis der vorliegenden Untersuchung.

Auf andere Tatsachenkomplexe, welche diesen Satz ebenfalls stützen, will ich hier an einleitender Stelle noch nicht eingehen. Jedenfalls aber deckt er, wenn er richtig ist, unzweifelhaft eine Ursache der gleichelterigen Variabilität auf: Die Nachkommen desselben Elternpaares sind deshalb der Mutter in verschiedenem Grade ähnlich, die Mutterähnlichkeit bei Geschwisterlarven ist deshalb variabel, weil die Geschwistergameten, die diese Nachkommen erzeugten, im Augenblick der Befruchtung verschieden alt, mithin verschieden reif waren, und aus diesem Grunde ihre Speziescharaktere verschieden stark vererbten. Daß diese Abhängigkeit der Vererbungsrichtung vom Altersverhältnis der beiden sich befruchtenden Gameten eine der Hauptursachen der gleichelterigen Variabilität ist, wird, hoffe ich, im folgenden deutlich werden. Ebenso möchte ich ihr auch zur Erklärung der ungleichelterigen Variabilität, dem Hauptprobleme der älteren Autoren, die sich mit der hier besprochenen Bastardierung beschäftigen, einigen Wert beimessen.

#### A. Material und Methoden.

Sämtliche Versuche wurden in der Zeit vom Juni 1912 bis zum Mai 1913 an der zoologischen Station in Neapel ausgeführt. Der dortige Aufenthalt wurde mir durch eine Reiseunterstützung der Kgl. Bayerischen Akademie der Wissenschaften ermöglicht. Herrn Prof. R. Dohrn sage ich auch an dieser Stelle für sein Entgegenkommen, mit dem er mir Gastfreundschaft und Arbeitsmöglichkeit in der Station gewährte, meinen aufrichtigen Dank. Nicht weniger bin ich den übrigen Herren der Station, die meine zahlreichen Wünsche mit stetiger Hilfsbereitschaft und Freundlichkeit erfüllten, zu herzlichem Danke verpflichtet.

Zu den Bastardierungen verwandte ich ausschließlich die beiden Seeigelspezies *Strongylocentrotus lividus* Brandt und *Sphaerechinus granularis* (Lam.) A. Ag., und zwar stets *Strong.* als ♂, *Sphaer.* als ♀.

Die verwendeten *Strong.*-Individuen stammten sämtlich von einem lokal eng begrenzten Fundorte, der cala di Trentaremi, einer kleinen, nach Süden zu offenen Bucht am Posillip, etwa in der Mitte zwischen den kleinen Inseln Nisida und la Gaiola gelegen. Westlich ist die Bucht durch einen schmalen Felsriegel (Punta Cavallo) geschlossen, der ziemlich steil ins Wasser abfällt. Dort weiden die *Strongylocentrotus* im Bereich von etwa 3 bis 6 m Tiefe auf einem dichten Algenrasen. Die Temperatur variierte in dieser Tiefe im Laufe des Jahres von 12° bis 26° C. Verunreinigungen des Wassers oder sonstige Störungen der nor-



malen Verhältnisse wurden in der cala während meiner Untersuchungen nicht beobachtet. *Sphaerechinus* erhielt ich von verschiedenen Fundorten, meist von Nisida oder der Südseite von Ischia, wo sie, in der Regel in etwas größeren Tiefen als *Strongylocentrotus* (5—30 m), gedredgt werden. So sind sie in der Natur etwas geringeren Temperaturschwankungen unterworfen als die *Strongylocentrotus*. Auch ihre Nahrung ist wohl draußen in der Regel eine andere als die von *Strongylocentrotus*.

In den Behältern des Aquariums hielten sich beide Formen z. T. recht lange. War bei dem Fange und dem 1—4stündigen Transporte zur Station einigermaßen vorsichtig verfahren worden, so lebten sie im stark durchfließenden Wasser, meist ohne Durchlüftung, bis zu fünf Monaten und darüber; sie fraßen fast stets die ihnen dargebotenen Algen (*Ulva* u. a.) in erheblichen Mengen. Im Sommer waren sie meist kurzlebiger als im Winter. Dies gilt besonders für *Sphaer.*, der im Hochsommer stets schon im Laufe des Fangtages starb, solange die Temperatur im Aquariumswasser 23—24° C überstieg, während *Strong.* diese Wärmegrade ohne weiteres ertrug. Im allgemeinen hatte ich den Eindruck, als ob die Lebensdauer der beiden Formen im Aquarium zur Zeit der maximalen Füllung ihrer Gonaden mit befruchtungsfähigen Gameten (vgl. Abschnitt E II) sich verkürze. Es mag das damit zusammenhängen, daß die Seeigel im Aquarium nach meiner Erfahrung die Geschlechtsprodukte niemals ablegen, außer gelegentlich unmittelbar vor dem Absterben. Von den vielen Hunderten von Tieren, die ich im Laufe eines Jahres in den verschiedensten Behältern der Station längere Zeit hielt und täglich beobachtete, legten im ganzen sechs spontan ab und starben sämtlich am gleichen Tage oder, im besten Falle, zwei Tage darauf, während alle übrigen gleichzeitig gefangenen Tiere sich als lebenskräftig erwiesen und nicht ablaichten. Übrigens laichten auch diese sechs Tiere nicht vollständig ab, sondern enthielten nach ihrem Tode noch große Mengen reifer Gameten, die sogar noch befruchtungsfähig waren. Ich möchte das gegenüber einigen älteren Angaben (Herbst II u. a.) hervorheben. Der Absterbeprozess geht bei solchen Tieren meist so rasch vor sich, daß sie gleichsam keine Zeit mehr finden, um die Stacheln abzuwerfen: vielmehr gehen sie mit krampfartig starr abgespreizten Stacheln, die, anstatt allseitig radial abzustehen, fast alle nach einem einzigen Punkt hin konvergierend gehalten werden, sehr rasch in Fäulnis über. Vielleicht liegen hier ähnliche Vergiftungserscheinungen vor wie bei Fröschen, die an der Eiablage verhindert werden.

Bei den Befruchtungen wurden sämtliche Vorsichtsmaßregeln zur Vermeidung von Verunreinigungen durch fremde Gameten beobachtet. Vor der Gametenentnahme wurden die Tiere stets gründlich mit Süßwasser gewaschen, sämtliche Zuchtschalen, Pipetten und sonstige gläserne Gegenstände unmittelbar vor jedesmaligem Gebrauch mit sehr heißem Süßwasser gereinigt, Scheren und Pinzetten ausgeglüht. — Das Seewasser wurde stets möglichst weit von der Küste in einem etwa 20 l enthaltenden Glasballon geschöpft, durch mehrere Lagen von Fließpapier filtriert, dann auf 70° C erwärmt und kurz vor dem Gebrauch entweder gründlich durchlüftet oder wenigstens durch mehrmaliges Umgießen, starkes Schütteln usw. sauerstoffreich gemacht.

Unmittelbar vor jeder Befruchtung hob ich etwa  $\frac{1}{3}$  des Eimateriales als unbefruchtete Kontrolle auf und durchsuchte sie zweimal, erstens etwa 4 Stunden nach der Befruchtung der übrigen Eier, zweitens nach dem Aufsteigen der Blastulae in der befruchteten Zucht. Unter der sehr großen Anzahl von Zuchten (wohl weit über 1000), die ich überhaupt anstellte, trat 7mal Furchung in der Kontrollzucht ein, und 2mal konnte ich je eine, 1mal zwei Blastulae herauszufischen. Die Furchungsstadien waren stets höchst unregelmäßig, während sie in den befruchteten Schwesterzuchten regelmäßig waren. Es hat sich also in diesen Fällen um Parthenogenese gehandelt, und Verunreinigungen durch fremdes Sperma haben nie stattgefunden. Um andererseits auszuschließen, daß keine *Strongylocentrotus*-Eier mit in die Schalen geraten waren, hätte man eigentlich auch das *Strong.*-Sperma als Kontrolle ansetzen müssen, eine Maßregel, die ich stets unterlassen habe. Trotzdem führe ich die sehr seltenen Fälle, in denen in Bastardzuchten Plutei mit reinem *Strongylocentrotus*-Skelett auftraten, nicht auf derartige Verunreinigungen zurück, denn diese Plutei zeigten in ihrer Pigmentierung gelegentlich mütterliche Merkmale. —

Die Befruchtung geschah meist ohne Anwendung künstlicher Mittel zur Erhöhung des Prozentsatzes befruchteter Eier, da die Wirkung sämtlicher empfohlener Mittel wie Stehenlassen der Eier, Behandlung mit Süßwasser, Zusatz von Natronlauge sich als unzuverlässig, d. h. von Fall zu Fall wechselnd erwies. Fast stets standen die Eier vor der Befruchtung 1½ Std. in Seewasser<sup>1)</sup>, das Sperma wurde meist unmittelbar

<sup>1)</sup> Während dieser Zeit konnte ich die Gallerthüllen der lebenden Eier messen. 10 Minuten nach dem Verbringen der Eier in Seewasser wurde jedesmal eine Portion zur Kernmessung in Pikrinessigsäure fixiert.

vor der Befruchtung der frisch geöffneten Gonade entnommen und in relativ starker Konzentration verwandt. Die Expositionszeit bei der Befruchtung, die in einem geringen Volumen Wasser erfolgte (Uhrglas oder Boveri-Schale), betrug stets 20 Minuten. Darauf wurde das Wasser so oft gewechselt, bis jede Spur von Trübung verschwunden war, dann das Eimaterial in flache, halbvolle Zuchtschalen von 10 cm Durchmesser mit etwa 100 ccm Seewasser übertragen und auf deren Boden durch planmäßiges Verrühren des Seewassers mit einem Glasstabe möglichst gleichmäßig verteilt.

Die Schalen wurden mit Glasplatten lose zugedeckt; die Eier waren stets recht dünn und weit gelagert, indem ich starke Besetzung einer Schale sorgsam vermied. Ferner strebte ich bei Vergleichszuchten an, stets möglichst gleich große Eimengen in die Zuchtschalen zu tun, verfuhr peinlich gleichmäßig beim Wasserwechsel usw. Etwa auf dem Vier- oder Achtblastomerenstadium bestimmte ich stets die Prozentzahl der gelungenen Befruchtungen. Sobald die Blastulae aufgestiegen waren, übertrug ich nicht zu viele von ihnen in eine neue Zuchtschale mit etwa 100 ccm ebenso temperierten Seewassers, wobei im Höchstfalle etwa zwei oder drei ccm Wasser der alten Zuchtschale mit hinüberkamen. In der Regel waren um diese Zeit die unbefruchteten, am Boden der ersten Schale liegenden Eier noch nicht in Fäulnis übergegangen. Wenn sie dazu neigten, so fanden schon vor dem Aufsteigen der Blastulae möglichst zahlreiche ausgiebige Wasserwechsel statt. In eine Zuchtschale setzte ich niemals mehr als etwa 500 freischwimmende Larven, meistens aber weniger. Wenn diese kränkelten, so konnten sie oft durch täglichen Wasserwechsel, auch gelegentlich durch Durchlüften vor vorzeitigem Sistieren der Entwicklung gerettet werden. In den Wärmezuchten wechselte ich das Wasser, schon wegen der hier schneller fortschreitenden Verdunstung, entsprechend häufiger.

In sämtlichen Versuchen wurde die Temperatur während der gesamten Entwicklung dadurch konstant gehalten, daß die Zuchtschalen in großen, mit Wasser angefüllten Behältern standen: in den meisten Fällen konnte sogar fließendes Wasser angewandt werden. So konnte ich im Winter die Aquarien in den Zimmern der Station bei fließendem Seewasser als vollkommen konstante Thermostaten von 12—14° C (Kältezuchten), im Sommer als ebenso konstante von 22—26° (Wärmezuchten), je nach dem Monate verschieden, aber während eines Versuches konstant, verwenden. Für die Wärmezuchten im Winter diente ein großer anheizbarer Behälter mit stehendem Wasser, für die Kälte-

zuchten im Sommer ein freilich recht unvollkommener Eisschrank, der zwischen 9° und 16° C schwankte. Doch machten auch hier wenigstens sämtliche Zuchten infolge Einschaltung von Behältern mit stehendem Wasser die Temperaturschwankungen in gleicher Weise durch.

Bei dieser Behandlung erwiesen sich die Bastardlarven ausnahmslos als ebenso gesund, ja gelegentlich als noch kräftiger, größer und langlebiger als die gleichzeitig geführten, artgleich befruchteten *Strongylo-* und *Sphaero-*Zuchten. Der Grad der Gesundheit ließ sich stets gleich gut mittels der bekannten Kriterien feststellen: ich erinnere nur an die Häufigkeit von Simultandreiern oder -vierern, wie sie aus polysperm befruchteten Eiern entstehen (Boveri 1907), den Grad der Regelmäßigkeit der ersten Furchungsschritte, das Auftreten von Stereoblastulae, das Aufsteigen der Larven, das bei kranken Exemplaren meist unterbleibt, endlich die Prozentzahl von unausgewachsenen, zurückgebliebenen, mißgebildeten und krüppelhaften Larven. Der Gesundheitszustand schwankte zwar für alle Larvensorten während des Jahres nicht unbeträchtlich, und zwar war er im Dezember und Januar, sowie im Juli und August durchschnittlich am schlechtesten: niemals aber waren die Bastardlarven im Durchschnitt kränker und anormaler als die artgleich befruchteten Keime. Über die Art und Weise, wie ich die kranken Larven bei der Untersuchung der einzelnen Zuchten ausschaltete, berichte ich des genaueren auf S. 50.

Hatten die Plutei eine gewisse Größe erreicht — in der Regel wartete ich, bis die Analarmstützen länger waren als 8—10 Teilstriche —, so bestand die Gefahr, daß sie bei dem vollständigen Mangel von Nahrung (steriles Seewasser!) ihre Analarmstützen wieder einschmolzen, was bei Larven verschiedener Herkunft nach verschieden langer Zeit eintritt. Deshalb fing ich im geeigneten Zeitpunkte (bei Wärmezuchten von etwa 22° C nach 4 bis 6 Tagen, bei Kältezuchten von etwa 12° C nach 8 bis 12 Tagen oder mehr) eine genügende Anzahl von Larven heraus und fixierte sie in neutralem bis alkalischem Formol von bestimmter, stets gleich bleibender Konzentration. Wuchsen die überlebenden Geschwisterplutei noch weiter, so wiederholte ich die Fixierungen. Im sterilen Seewasser erreichen die Larven also, indem sie die im Ei enthaltenen Nährstoffe abbauen, eine gewisse Maximalgröße, die später bei längerem Hungern der Larven wieder reduziert wird. Im folgenden werde ich, im Gegensatz zu pathologischen, auf früheren Entwicklungsstadien stehen gebliebenen Larven, solche vierarmige Plutei als „ausgewachsen“ be-

zeichnen, die diese Maximalgröße erreicht haben, wie sie hungernde Larven kennzeichnet. Auf die Erzielung späterer Larvenstadien habe ich verzichtet, erstens da die Zeit dazu kaum ausgereicht hätte (ich habe im ganzen etwas über 400 Zuchten bis zu Ende durchgeführt), ferner weil die Nahrungsmenge sich nicht genau dosieren läßt und somit unkontrollierbare Faktoren in die Versuche hineingekommen wären, drittens weil die bei der Schwierigkeit der Zuchtmethoden zu erzielenden Anzahlen mir zu gering erschienen. Trotzdem bedaure ich, nicht wenigstens in einigen Fällen den Versuch ausgeführt zu haben, was sich aus verschiedenen Rücksichten verbietet. Sicherlich wäre es von großem Interesse zu sehen, ob nicht die späteren Stadien, im Gegensatz zu den jüngeren mit intermediären Merkmalen, eine alternative Vererbung zeigen würden, etwa wie bei den *Echinus*-Kreuzungen von Shearer, de Morgan und Fuchs (1914) in Plymouth. Daß sich die Bastardlarven groß ziehen lassen, erscheint mir bei ihrer Langlebigkeit (bis 10 Wochen bei gänzlich mangelnder Nahrung) und guten Gesundheit kaum zweifelhaft.

Sollten die Kerngrößen der Plutei untersucht werden, so färbte ich mit Magnesiakarmin nach P. Mayer, wobei für sämtliche Plutei stets die gleiche Behandlungsweise, auch was die Zeiten angeht, eingehalten wurde. Die Kerne maß ich im Kanadabalsampräparat mittels des Zeißschen Okularmikrometers mit Mikrometerschraube, welche einen Fixpunkt im Gesichtsfeld verschiebt. Ein Trommelteilstrich entsprach hier der Größe von 0,1 bis 0,2  $\mu$ , d. i. einer Größe, welche sich nicht mehr mit Sicherheit einstellen läßt, so daß man beim Einstellen stets Mittelwerte aus mehreren Messungen nehmen muß. — Zur Messung der Gallerthüllendurchmesser, die im Tuschpräparat nach Boveri (1901) ausgeführt wurde, sowie für Längenmessung der Skelettstäbe verwendete ich größere Okularmikrometer. Bei den Skelettstäben entspricht ein Teilstrich 16,5  $\mu$ . Über die Anordnung bei den Versuchen spezieller Natur (Temperatur, Alkalitätsgrad usw., Bohrversuche usw.) wird in den entsprechenden Kapiteln das nötige gesagt werden.

Ich wende mich jetzt zu der Besprechung der Merkmale, welche in der vorliegenden Arbeit zur Charakterisierung der einzelnen Bastardlarven untersucht wurden.

Soweit es sich um die noch relativ jungen, nämlich 4—16tägigen vierarmigen Plutei handelt, wie sie in sterilem Seewasser ohne Zugabe von Diatomeen oder sonstigem Futter erzüchtbar sind, kommen nach den übereinstimmenden Erfahrungen sämtlicher Autoren nur die Skelettmerkmale sowie das Pigment zur Beurteilung des Bastardcharakters in



Betracht. Denn diese beiden Organe sind allein bei den beiden Elterarten in dem Maße verschieden, daß man bei den Bastarden einen bestimmten Ausbildungsgrad eines Merkmales mit Sicherheit als von einem der beiden Eltern ererbt bezeichnen kann. Auf die Bearbeitung der Pigmentmerkmale<sup>1)</sup> mußte ich deshalb verzichten, weil sie sehr bald nach der Fixierung sich nicht mehr untersuchen lassen, da das Pigment vollkommen aufgelöst wird. Zur sofortigen Untersuchung sämtlicher Zuchten aber fehlte mir die nötige Zeit. So verwandte ich, ebenso wie Vernon, Doncaster und Herbst, ausschließlich die Skelettcharaktere.

Naturgemäß muß mit der Beschreibung der Larvenskelette der Elterarten begonnen werden; ich kann mich hier kurz fassen, da wir über diesen Punkt durch die Arbeiten der genannten Autoren hinlänglich unterrichtet sind.

Das relativ einfachere Skelett kommt *Strongylocentrotus* zu. Fig. 1 stellt die beiden bilateral symmetrischen Skeletthälften ihrer Gestalt und Lage nach dar. Man unterscheidet an jeder Skeletthälfte den analen Scheitelbalken (asch), die einfache Analarmstütze (af<sub>1</sub>), den Oralstab (or) und den analen Querstab (aq). — Die analen Scheitelbalken (asch) sind stets gerade, niemals gebogen ausgebildet und tragen am distalen Ende eine keulenartige Anschwellung, deren Dicke einer geringen Variabilität unterworfen ist<sup>2)</sup>. Nur unausgewachsenen Pluteis fehlt die keulige Anschwellung, doch sind diese schon an ihren geringen

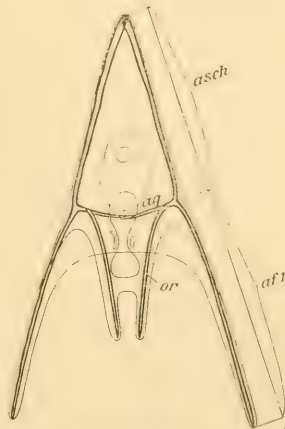


Fig. 1. Ausgewachsener vierarmiger Pluteus von *Strongylocentrotus lividus*.  
Buchstabenerklärung im Texte.

<sup>1)</sup> Schon 1903 entdeckte Boveri durch das Studium der Pigmentierung der Bastardlarven die Tatsache der Individualpotenz verschiedener ♂♂ (vergl. S. 5).

<sup>2)</sup> Steinbrück, der aus Triest ganz allgemein stärker variable Zuchten erhielt, als sie in Neapel vorkommen, beschreibt eine Zucht, in welcher fast überhaupt keine Keulen gebildet wurden. In derselben Zucht standen die Enden der Scheitelbalken stets weit auseinander; beides Erscheinungen, die mir selbst in Neapel nur an nicht ausgewachsenen Larven begegneten.



Körpermaßen jederzeit sofort erkenntlich. Die beiden Keulen schließen im Scheitel des Pluteus einen recht spitzen Winkel ein und pflegen sich seitlich zu berühren, sehr selten stehen sie um höchstens 2 Teilstriche auseinander. Gelegentlich können sie sogar übereinander liegen, ja in sehr seltenen Fällen miteinander gekreuzt verwachsen. Da aber in der Regel ihre Enden frei im Plasma liegen, stehen ihrem Längenwachstum keine mechanischen Hinderungen im Wege. Die Länge, welche sie beim Mangel von Nahrung erreichen, ist infolgedessen recht variabel. Ich habe 60 Zuchten untersucht und jedesmal 100 Skeletthälften gemessen<sup>1)</sup>. Die mittlere Länge sämtlicher Stäbe betrug 12,7, das Minimum 8, das Maximum 20 Teilstriche. Das größte Mittel erreichte eine Zucht mit 16,8 Teilstrichen. An Anomalien beobachtete ich mehrmals ausgiebige einfache Längsspaltung der Keule.

Die Analarmstütze ( $af_1$ ) ist jederseits meist nur in der Einzahl vorhanden: auch ihre Länge ist variabel und pflegt der Länge des analen Scheitelbalkens nahezu parallel zu gehen. Als größtes Mittel der 60 Zuchten fand sich 19,9, der Mittelwert aller Messungen war 14,1, der Maximalwert 24, das Minimum 7 Teilstriche. In 49 der 60 Zuchten fanden sich einige Skeletthälften mit noch einer zweiten, akzessorischen Analarmstütze, und zwar im Mittel bei 3%, im Maximum bei 18% der Skeletthälften<sup>2)</sup>. Die mittlere Länge sämtlicher 190 zweiter, akzessorischer Analarmstützen war 4,1 Teilstriche, die maximale Länge 12 Teilstriche. Demnach sind die akzessorischen, zweiten Armstützen ( $af_2$ ) um  $\frac{2}{3}$  kürzer als die normalen Armstützen ( $af_1$ ). Nur 5mal<sup>1)</sup> beobachtete ich Hälften, in denen beide Stützen nahezu gleich lang waren. Eine Skeletthälfte unter 6000 besaß noch eine dritte (d. h. eine zweite akzessorische) Analarmstütze (2 Teilstriche), eine weitere führte gar vier (d. h. 3 akzessorische) Stützen (2, 1, 1 Teilstriche). —

Dem oralen Stab saß gelegentlich ein dem analen Scheitelbalken paralleler und gleichgerichteter Stab auf, meistens einfach endigend, niemals verzweigt oder gegabelt, 5mal dagegen nach der Art der analen Scheitelbalken in einer Keule endigend. Ich bezeichne ihn der Kürze halber wie bei *Sphaerechinus* als oralen Scheitelstab, ohne damit eine Homologie sicher behaupten zu wollen, da es sich hier um

<sup>1)</sup> Der größere Teil dieser Zuchten lebte in experimentell abgeänderten Bedingungen, speziell bei verhältnismäßig hoher oder niedriger Temperatur.

<sup>2)</sup> Vernon hatte einmal eine Zucht mit 35% mehrfacher Analarmstützen; auch Steinbrück fand ähnliche Verhältnisse in Triest; bei ihm war die zweite Analarmstütze nicht selten ebenso lang wie die erste.

ein relativ seltenes, dort um ein reguläres Vorkommnis handelt. Ich fand sie in 16 der 60 Zuchten, also noch seltener als die akzessorischen Analarmstützen, im Maximum bei 15%, im Durchschnitt (der 16 Zuchten, die sie überhaupt besaßen) bei 5,4% der Skeletthälften. Die mittlere Länge aller 87 Stäbe war 3,4, die größte Länge 11 Teilstrieche, und das zwar in einem Falle, wo der Stab in eine deutliche Keule nach Art der analen Scheitelstäbe auslief. — Die freien Enden der analen Querstäbe (aq) wachsen gegeneinander zu, verwachsen aber nach meinen Erfahrungen niemals, sondern bleiben stets unabhängig, so daß die beiden Skeletthälften in keinerlei Verbindung stehen. An älteren Pluteis wachsen sie gekreuzt übereinander und können so lang werden, daß sie über die Analarmstütze der gegenüberliegenden Seite hinausragen.

Endlich seien der Vollständigkeit halber noch einige höchst asymmetrische Plutei erwähnt, bei denen die beiden an sich normal ausgebildeten Skeletthälften in jedem beliebigen Winkel gegeneinander verlagert erschienen. Obwohl z. B. der Scheitelsbalken der einen Seite in der Richtung des analen Querstabes der anderen Seite liegen konnte, so daß seine Analarmstütze seitlich senkrecht aus dem Pluteus hervorragte, konnten die Plutei doch in sämtlichen Teilen vollkommen ausgewachsen und übrigens normal ausgebildet sein<sup>1)</sup>. Andere Anomalien kamen mir nicht zu Gesicht, obwohl ich, wie gesagt, zu jeder Jahreszeit, dazu in mehr als der Hälfte der Fälle unter abweichenden äußeren Bedingungen züchtete. Doch sind von anderen Autoren noch weitere Unregelmäßigkeiten beschrieben worden. So sah Steinbrück in Triest (Mai 1902) einen *Strongylocentrotus*-Pluteus mit gegabelter Analarmstütze, deren Gabeläste durch eine brückenartige Querverbindung zusammenhängen. Herbst beobachtete in einer Wärmezucht von *Strongylocentrotus* sogar 4 Larven, die je eine solche Querverbindung zwischen je zwei Analarmstützen aufwiesen. Ich selbst habe in recht zahlreichen Wärmezuchten niemals brückenartige Querverbindungen zu Gesicht be-

<sup>1)</sup> Diese Anomalien scheinen mir entwicklungsphysiologisches Interesse zu besitzen. Wie sie unzweideutig lehren, ist die Richtung, in welcher die Skelettstäbe auswachsen, der entscheidende Faktor bei der Ausbildung der Pluteusgestalt. So liefern z. B. Zellbezirke der Gastrula, die bei normaler Wachstumsrichtung der Skelettstäbe etwa die Ektodermpartie um die Endigung des analen Querstabes gebildet haben würden, im oben beschriebenen Falle Analarmektoderm mit wohlentwickeltem Wimpersaum. Somit ist zur Zeit des Gastrulastadiums eine Differenzierung der Ektodermzellen untereinander hinsichtlich ihrer prospektiven Potenzen noch nicht eingetreten. — Von welchen Bedingungen aber die Wachstumsrichtung der Analstäbe abhängt, gelang mir nicht zu ermitteln, da die Richtungsanomalien nur bei sehr wenigen ♀♀ (Juni, Juli) auftraten.

kommen. Doch fand ich viermal je eine Verschmelzung ( $\gamma$ ) und sechsmal eine einfache Gabelung ( $\gamma_1$ ) im Bereich des Analarmes (über die genauere Bedeutung dieser Ausdrücke und Symbole vgl. S. 24, sowie S. 33-34 bei der Beschreibung der Bastardmerkmale), ähnlich wie Steinbrück auch: eine Beziehung zur Temperatur war aber wiederum nicht deutlich.

Das Skelett des Pluteus von *Sphaerechinus* besteht ebenso wie das von *Strongylocentrotus* aus den beiden bilateral symmetrischen Skeletthälften (Fig. 2), die sich in der Hauptsache aus denselben Komponenten, nämlich dem analen Scheitelstab (asch), den Analarmstützen (af<sub>1</sub> u.), dem Oralstabe (or) und dem analen Querstabe (aq) zusammensetzen. Dazu kommt weiterhin als regelmäßiger Bestandteil der bei *Strongylocentrotus* nur ausnahmsweise vorhandene orale Scheitelstab (orsch'); und die übrigen genannten Elemente haben einen komplizierteren Bau.

Der anale Scheitelstab ist in seiner ganzen Länge gleich dick und niemals, wie bei *Strong.*, keulig angeschwollen. Er verläuft im ausgewachsenen Zustande niemals gerade, sondern ist scheitelwärts gegen die Medianebene zu fast rechtwinkelig geknickt und verwächst genau median mit dem entsprechenden Ende des anderen, ihm spiegelbildlich gleichenden Scheitelbalkens. So erscheint der Larvenscheitel, recht im Gegensatz zu *Strong.*, grob abgestutzt. Die Verwachsungsstelle der analen Scheitelbalken bietet einen charakteristischen Anblick, wie man ihn ähnlich wohl bei einweisem Aneinanderpressen von zwei rotglühenden Glasstäben mit nachfolgendem leisen Zuge erhalten würde. Obwohl die Verwachsungsnaht noch deutlich zu erkennen ist, ist die Verbindung dennoch durchaus haltbar. Nach erfolgter Verwachsung der Analstäbe sistiert ihr weiteres Wachstum vollständig. Aus diesem Grunde ist die Variabilität der Länge der analen Scheitelbalken viel geringer als bei *Strong.* Meine Messungen ergeben für seine Länge als Mittel aus 46 Zuchten, in denen wiederum je 100 Skeletthälften gemessen wurden, 7.74 Teilstriche. Der kürzeste der 4600 gemessenen Stäbe hat 5.2, der längste 9.8 Teilstriche; das kleinste Mittel einer einzelnen Zucht betrug 6.8, das größte 8.7 Teilstriche. — An der Umbiegungsstelle der analen Scheitelbalken entspringen bei erwachsenen Larven ein bis zwei kurze Gabeläste, so daß der Scheitelstab distal zwei- oder dreifach gegabelt erscheint. Diese beteiligen sich durch weitere Verwachsungen an der Bildung des sog. Scheitelkorbes, der unten bei den oralen Scheitelstäben besprochen werden soll; dort gehe ich auch auf die wenigen Abweichungen vom oben geschilderten Verhalten ein, die ich an den analen Scheitelstäben beobachten konnte.

Die Analarmstütze besteht in der Regel aus drei parallelen Stäben, die auf dem Querschnitte die Ecken eines gleichseitigen, recht kleinen Dreieckes bilden. Sie sind in regelmäßigen, in distaler Richtung an Größe kontinuierlich abnehmenden Abständen durch die sog. Brücken miteinander verbunden. Diese Brücken sind je nach den äußeren Umständen (vergl. das Temperaturkapitel), sowie nach innerer Veranlagung der Gameten hinsichtlich ihrer Anzahl, auf die Längeneinheit reduziert, etwas variabel<sup>1)</sup>. Da, wie oben erwähnt, die Brücken, je länger der Analarm ist, an seinem freien Ende immer näher zusammenrücken, so zählte ich, ähnlich wie Herbst, außer der Gesamtzahl der Brücken eines Analarmes stets auch die gesondert, welche proximal auf den ersten 8 Teilstrichen des Armes lagen. Auf dieser Strecke fanden sich im Durchschnitt 7,94 Brücken. Das größte Mittel einer Zucht betrug 9,8, das kleinste 4,7 Brücken auf den 8 ersten Teilstrichen. Die kleinste überhaupt beobachtete Anzahl von Brücken auf dieser Strecke war 0<sup>2)</sup>, die größte 12. Betrachten wir sämtliche Brücken des Analarmes, so betrug ihre mittlere Anzahl 16,84 bei einer mittleren Länge der Anal-

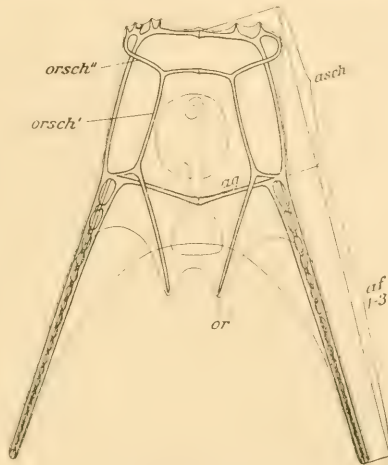


Fig. 2.

Ausgewachsener vierarmiger Pluteus von *Sphaerechinus granularis*. Buchstabenerklärung im Texte.

<sup>1)</sup> Ausgewachsene Plutei von *Sphaerechinus*, die überhaupt keine Brücken besaßen, scheint nur Driesch (1900) gesehen zu haben, und zwar bei Larven, deren ausgebildete Skelette er durch CO<sub>2</sub> auflöste. Wenn dann die Skelette regeneriert wurden, so fanden sich „die Armleitern oft durch einfache Stäbe ersetzt“. Bei normalen äußeren Bedingungen tritt ein derartiges Verhalten, wie gesagt, nie auf.

<sup>2)</sup> In einem 14 Teilstriche langen Arm aus einer Kältezucht. Im distalen Teile hatte er 6 völlig normale Brücken; die 3 Analarmstützen selbst waren ebenfalls normal ausgebildet.

armstützen von 14,2 Teilstrichen. Die kleinste Brückenanzahl war 1 (einmal beobachtet: es folgten 1mal 2, 3mal 4 Brücken), die höchste überhaupt beobachtete Brückenanzahl betrug 36; die geringste Analarmlänge betrug 8, die größte 22 Teilstriche. Für die einzelnen Zuchten schwankten die mittleren Brückenanzahlen von 8,3 bis 28,0, die mittleren Längen der Analarme von 8,8 bis 18,5 Teilstriche.

Die normale Brücke verbindet alle drei Analstäbe, die, wie gesagt, fast stets deutliche Zwischenräume zwischen sich einschließen, so daß im Querschnitt eine Brücke sich als eine Lamelle von gleichseitig dreieckiger Begrenzung darstellt. In seltenen Fällen nur rücken die Analstäbe so nahe aneinander, daß kaum ein Zwischenraum übrig bleibt. Dann erscheinen die Brücken nur als knopfartige Anschwellungen der Analstäbe. Andererseits kann aber auch einer der Stäbe weiter fort-rücken oder auch ganz fehlen (vergl. S. 25), wobei dann die Brücken nicht immer den Anschluß erreichen und sich nur zwischen zwei Analstäben ausbilden, so daß nicht selten das Bild einer breiten Platte entsteht, die von zahlreichen äquidistanten Kreisen durchbohrt ist: hier liegen also Brücken vor, die nur 2 Analstäbe verbinden. In sehr seltenen Fällen beobachtet man an einzelnen Stäben, dort wo eine Brücke ansetzen sollte, unregelmäßige zackenartige Fortsätze, die den Anschluß an die übrigen Stäbe nicht erreicht haben. Endlich kommt es vor, daß sehr nahe aneinander gerückte Stäbe (sowohl 2 wie 3) auf längere Strecken miteinander verschmelzen, so daß für die Ausbildung echter Brücken kein Platz übrig bleibt: dann pflegen die Stäbe auf verschieden lange Strecken zusammenzufließen, wobei verschmolzene und unverschmolzene Strecken miteinander alternieren können. Derartige Verschmelzungen, die bei Bastardlarven häufig vorkommen, fand ich bei *Sphaerechinus*-Larven sehr selten: ich bezeichne sie in den Tabellen durch das Symbol  $\phi$ .

Ferner finden sich Unregelmäßigkeiten gelegentlich auch hinsichtlich der Anzahl der Analarmstützen. Erstens kann die dritte und gelegentlich auch die zweite Stütze nicht die ganze Länge des Analarmes durchziehen, sondern vorher meist durch seitliches Verschmelzen mit der durchgehenden längsten Analarmstütze endigen. Zweitens aber kann auch an der Ansatz- und Ursprungsstelle der Analarmstützen deren Anzahl sich vermindern oder erhöhen. So entspringen gelegentlich an der Ansatzstelle des Analarmes nur zwei oder gar nur eine Stütze. Aber auch dann besteht die Tendenz, durch Gabelung (vergl. die Bastarde, Symbol  $\gamma$  der Tabellen) einer Stütze oder durch plötzlich seitliches



Hervorwachsen eines sich dann in die Analarmachse unbiegenden Stabes aus einem anderen den normalen dreikantigen Gitterstab herzustellen. Ich bezeichne mit Herbst als „Wurzel der Analarmstütze“ einen jeden Auswuchs der horizontalen Teile der Oralstäbe, der analen Querstäbe, der analen Scheitelbalken oder des Knotenpunktes dieser drei, dessen Wachstumsrichtung in den analen Fortsatz der betreffenden Seite hineinführt. „Wurzeln“ sind also sämtliche im Analarmbereiche enthaltenen Stäbe oder Stabrudimente, ganz unabhängig von ihrer Länge, mit alleiniger Ausnahme derjenigen, die nicht an einem der genannten Skelettteile, an denen die regulären Analarmstützen auch entspringen, sondern erst im Analarme selbst durch Gabelung oder dergleichen ihren Ursprung nehmen. Wenn ich mich dieses Ausdruckes bediene, so lassen sich meine Erfahrungen über die Häufigkeit dieser Anomalien in folgender Weise zusammenfassen: Unter 4600 Skeletthälften von *Sphaerechinus* fanden sich

5	Hälften mit 1 Wurzel,	d. i.	0,1	%
127	„ „ 2 Wurzeln,	d. i.	2,8	%
3895	„ „ 3 „	d. i.	84,2	%
501	„ „ 4 „	d. i.	11,2	%
45	„ „ 5 „	d. i.	1,0	%
13	„ „ 6 „	d. i.	0,3	%
11	„ „ 7 „	d. i.	0,3	%
2	„ „ 8 „	d. i.	0,07	%
1	„ „ 9 „	d. i.	0,03	%
4600			100,00	%

Das starke Überwiegen der normalen dreiwurzeligen Analarme (84,2%) ist deutlich genug. Von den 132 Hälften, die weniger als drei Wurzeln besaßen, bildeten 103 in den distaleren Partien durch Gabelung oder seitliches Hervorwachsen doch noch normal dreikantige Gitterstäbe; nur 29 unter ihnen blieben im ganzen Verlauf zweistäbig und hatten dementsprechend nur einfache, nicht dreieckige Brücken. — Die Länge der überzähligen Analarmstützen (Wurzel 4 bis 9) ist verschieden. Nur eine von ihnen wird nicht ganz selten ebenso lang wie die drei regulären; dann bilden die vier Stäbe gewöhnlich einen völlig regelmäßigen vierkantigen Gitterstab, der auf dem Querschnitt die Gestalt eines kleinen Quadrates hat und dessen Brücken alle 4 Stäbe verbinden. Die übrigen akzessorischen Stützen aber bleiben stets kürzer als die regulären; im Maximum sah ich eine 6 Teilstriche lang werden, meistens aber kommen sie über 1 bis 2 Teilstriche nicht hinaus.



Auch bilden sie sehr selten Brücken und stehen somit außerhalb des Gitterwerkes der Analarmstützen. Nur die zweitlängste akzessorische Stütze sah ich gelegentlich im Maximum drei irreguläre Brücken bilden.

Erscheinen somit die zahlreichen möglichen Abweichungen vom Typus des normalen dreikantigen Gitterstabes dem Leser als beträchtlich, so liegt das z. T. wohl an den vielen Worten, die ich darum gemacht habe. Beim Betrachten der Zuchten dagegen bilden sie gewöhnlich seltene Ausnahmen, nur in wenigen pathologischen Zuchten traten sie häufiger auf. Hätte ich hier auch nur die wirklich gesunden Zuchten berücksichtigt, wie ich es bei der Registrierung der Bastardlarven stets tat, so hätte ich kürzer sein können, denn bei weitem die Mehrzahl aller der hier beschriebenen Anomalien stammt aus 2 bis 3 stark pathologischen Dezemberzuchten.

Auf den Oralstäben sitzt fast stets ein oraler Scheitelstab (orsch); er fehlte bei 25 Skeletthälften, d. h. bei 0,5%. Seine Länge schwankt unbeträchtlich (4 bis 6 Teilstriehen). Am scheitelwärts gelegenen Ende ist er gegabelt. Der eine Gabelast ist horizontal medianwärts gerichtet und verwächst mit dem entsprechenden Ende des anderen oralen Scheitelstabes in der Medianebeane des Pluteus. Der andere Gabelast (orsch'') zieht schräg gegen die Biegungsstelle des analen Scheitelbalkens hin, um mit dessen korrespondierendem einen Gabelaste zu verschmelzen. Auf diese Weise entsteht am Scheitel ein trapezförmiges Gebilde, der sog. Scheitelkorb; in seinem Bereiche sind die beiden Skeletthälften durch 4 Verwachsungen miteinander in die innigste Beziehung getreten. — Nicht ganz selten reichte beim Mangel äußerer Nahrung die Lebensenergie meiner Larven nicht aus, um den vollständigen Scheitelkorb zu bilden. So unterblieb die Gabelung der oralen Scheitelstäbe bei 15% der untersuchten Skeletthälften; viel seltener kam es nicht zu einer Verwachsung der analen Scheitelstäbe (0,2% der untersuchten Fälle), und auch die endweise Verzweigung der analen Scheitelbalken wurde fast nie vermißt. Gegenteilige Ansichten führe ich auf das Heranziehen von teilweise zu jungen Larven zurück, deren Scheitelstäbe ja noch unverzweigt sind. Viel häufiger unterbleiben die Verwachsungen auf den beiden schmalen Seiten des Scheitelkorbtapezes, wodurch denn nicht weniger als 32% aller untersuchten *Sphaerarchinus*-Larven nicht ganz vollständig geschlossene und absolut normale Scheitelkörbe besaßen. — Was endlich die analen Querstäbe angeht, so verwachsen sie ebenfalls in der Medianebeane, wobei die Verwachsungsstelle derjenigen der analen Scheitelstäbe sehr ähnlich sieht. Im ganzen schließen

also 5 Verwachsungen die beiden Hälften des *Sphaerechinus*-Skelettes zu einem vielfach versteiften, in sich geschlossenen Ganzen zusammen.

Übersieht man die vollständige Aufzählung der typischen Merkmale der beiden elterlichen Plutei und den Umfang der Variabilität, welcher diese Merkmale unterworfen sind, so erscheint zwar der erste Eindruck einer vollkommenen, über jeden Zweifel erhabenen Verschiedenheit der beiden Typen etwas abgeschwächt. Dennoch aber blieben trotz aller Variabilität gewisse Unterschiede mit völliger Sicherheit bestehen, wie gegenüber Steinbrücks hyperkritischer Betrachtungsweise der vorliegenden Frage betont werden muß.

Sicherlich zeigen einige Merkmale, welche typischerweise bei *Sphaer.*- und *Strong.*-Larven verschieden sind, eine transgredierende Variabilität, so daß es bei einem Bastard, der das Merkmal in einem Betrage aufweist, der sowohl bei *Sphaer.* wie bei *Strong.* vorkommen könnte, nicht entschieden werden kann, ob er es vom Vater oder von der Mutter ererbt habe. — Daneben aber sind wir in der vorausgehenden Zusammenstellung auch solchen Merkmalen begegnet, die bei den Elterarten konstant different ausgebildet sind. *Sphaerechinus*-Plutei haben gewisse Merkmale, die auch bei den extrem abweichenden *Strongylocentrotus*-Pluteis niemals vorkommen, und umgekehrt. Diese konstant differenten Merkmale erlauben ohne weiteres die Entscheidung, ob ein bestimmter Bastard das untersuchte Merkmal vom Vater oder von der Mutter ererbt hat. Daß auch Steinbrück solche konstant differenten Merkmale an seinen Zuchten hätte beobachten können, steht außer Zweifel.

Im folgenden will ich die Larven von *Sphaerechinus* und *Strongylocentrotus* miteinander vergleichen und dabei die transgredierend variablen von den konstant unterschiedenen Merkmalen zu scheiden versuchen.

Ich gehe von den Proportionen der Plutei aus, die für Vernon das einzige Kriterium zur Bastardbeurteilung lieferten. — Bei beiden Spezies wachsen die Analarmstützen etwa gleich schnell: ihr Wachstum findet nämlich keine mechanischen Hindernisse, da sie ja frei endigen, und hängt, abgesehen von Milieufaktoren, seiner Größe nach offenbar nur ab von der Menge der Nährsubstanzen, die das Ei enthält, und von der Intensität ihrer Ausnutzung, wie das befruchtende Spermatozoon sie gestattet. So fand ich, wie schon oben erwähnt, als mittlere Länge sämtlicher Analarmstützen für *Strong.* 14,1, für *Sphaer.* 14,2 Teilstriche, als Minimum 7 bzw. 8 (insofern willkürlich, als Larven mit kürzeren Armen aus den auf S. 50 erörterten Gründen nicht gemessen wurden), als Maximum 24 bzw. 22 Teilstriche. Diese Zahlen gründen sich auf

6000 bzw. 4600 Einzelmessungen. — Für das Wachstum der analen Scheitelstäbe des *Strongylocentrotus*-Pluteus gelten in nicht ernährten Zuchten die gleichen Verhältnisse: ihr Wachstum ist ebenso wie das der Analarmstützen nur physiologisch, nicht aber mechanisch begrenzt. Bei *Sphaerexchinus* dagegen setzt die relativ frühzeitig eintretende Verwachsung sämtlicher Skelettelemente in der Scheitelpartie des Pluteus dem Längenwachstum der Scheitelstäbe eine mechanische Grenze. Würde der einmal geschlossene Gitterkorb weiterwachsen, so müßte er zerbrechen, außer wenn die 4 Scheitelstäbe sämtlich in genau dem gleichen Tempo und in streng fixierten Richtungen wüchsen. So sieht man die Scheitelstäbe des *Sphaerexchinus* ihr Wachstum zu einer Zeit einstellen, wo die Analarmstützen noch längst nicht ausgewachsen sind. Dementsprechend unterscheiden sich die mittleren Längen der analen Scheitelbalken bei *Strong.* und *Sphaer.* beträchtlich (*Strong.* 12,7, *Sphaer.* 7,7 Teilstriche), während die Analarme der gleichen 6000 bzw. 4600 Plutei genau gleich lang waren (14,1, 14,2). Im Mittel ist also das Vernonsche Kriterium richtig, daß nämlich das Längenverhältnis der analen Scheitelbalken und der Analarmstützen bei *Strong.* etwa gleich 1 : 1, bei *Sphaer.* aber etwa gleich 1 : 2 sei. Doch können diese Proportionen nach den oben gegebenen Überlegungen nur für ausgewachsene Plutei gelten. Solange die *Sphaer.*-Skelethälften scheitelwärts noch frei sind, wachsen sie denn auch tatsächlich etwa ebenso schnell wie die Analarme, so daß ich bei relativ früh fixierten *Sphaerexchinus*-Larven, deren Scheitelkorb aber schon völlig geschlossen sein konnte, z. B. in Kältezuchten, nicht selten Werte fand, die sich der Proportion 1 : 1 näherten. Umgekehrt findet man bei sehr stark gewachsenen Pluteis von *Strong.* trotz erheblicher Scheitelbalkenlänge doch derartig lange Analarmstützen, daß die Proportion 1 : 2 erreicht oder sogar noch unterschritten wird, offenbar weil die jetzt sehr dicke Keule nicht ebenso schnell wachsen kann wie die soviel dünnere Analarmstütze. Da außerdem die Analarmstützen bei längerem Hungerzustande regelmäßig vom Ende her eingeschmolzen werden, so lege ich ebenso wie Doncaster und Herbst keinen Wert auf die Proportion Vernons, wohl aber einigen Nachdruck auf die absolute Länge der analen Scheitelstäbe, welche bei *Sphaer.* bedeutend geringer ist als bei *Strong.* Da *Strong.* im Mittel 12,7, *Sphaer.* 7,74 Teilstriche lange Scheitelstäbe hat, so übertreffen diejenigen von *Strong.* die von *Sphaer.* um das 1,64fache. Die beobachtete Variationsbreite nun ist für *Strong.* durch die Zahlen 8 und 20, bei *Sphaer.* mit 5,2 und 9,8 gegeben. Demnach besteht hier

eine leicht transgredierende Variabilität: der beiden Variationsbreiten gemeinsame Bereich von 8—9,8 Teilstrichen ist aber relativ recht schmal (= 1,8). Und geht man auf die Mittelwerte für die einzelnen Zuchten zurück, ein Verfahren, das im Laufe dieser Arbeit nahezu ausschließlich einzuschlagen sein wird (vergl. S. 46/47), so schrumpft dieser gemeinsame Bereich gar auf 0,2 Teilstriche zusammen. Denn unter 60 Zuchten von *Strong.* schwankte der Mittelwert von 8,5<sup>1)</sup>—16,8 Teilstriche, bei *Sphaer.* (46 Zuchten) von 6,8 bis 8,7 Teilstriche. Demnach ist die Variabilität hier praktisch nicht transgredierend; und ich könnte mich wohl für berechtigt halten, bei Bastardzuchten von mütterlicher Ausbildung des Merkmales dann zu reden, wenn in einer Bastardzucht der Mittelwert der analen Scheitelbalkenlänge unterhalb von etwa 8, von väterlicher Ausbildung, wenn er oberhalb von 9 Teilstrichen liegt.

Da mir niemals ein *Sphaer.*-Pluteus mit einer Keule und niemals ein *Strong.*-Pluteus mit rechtwinklig geknicktem analen Scheitelstabe vorgekommen ist, so kann bei Bastardlarven eine Keule nur vom Vater, ein rechtwinklig geknickter Scheitelbalken nur von der Mutter vererbt sein. Dies sind typische konstant differente Merkmale.

Die Gabelung des freien Endes der analen Scheitelstäbe und ihre Verwachsung dagegen könnten als leicht transgredierend variable Merkmale angesehen werden. Dasselbe gilt vielleicht auch für die Verwachsung der analen Querstäbe, obwohl ich, im vollen Gegensatz zu *Sphaerechinus*, bei *Strongylocentrotus* niemals Verwachsungen sah; Baltzer (1910) dagegen gibt für *Strong.* Verwachsungen an, und die Figuren verschiedener Autoren deuten darauf hin, daß auch sie Verwachsungen gesehen haben.

Das Vorhandensein oraler Scheitelbalken ist kein zuverlässiges Kriterium für *Sphaerechinus*-Ähnlichkeit; denn erstens treten sie bei *Sphaer.* selbst manchmal verzögert auf, zweitens kommen sie auch bei *Strong.*-Larven gelegentlich vor (bei 1,45%, in 16 von 60 Zuchten). Wenn sie aber am freien Ende gegabelt sind, so müssen sie sicherlich als mütterliche Merkmale gelten, denn bei *Strongylocentrotus* werden sie gegabelt niemals aufgefunden. Ein weiterer konstanter Unterschied ist die Entfernung der Spitzen der analen Scheitelstäbe voneinander.

<sup>1)</sup> Diese Zahl fand sich bei *Strong.* ein einziges Mal. Dann folgten, ebenfalls je einmal vertreten, 9,1, 9,3, 9,7, 9,9, 10,3, 10,4; dann 10,7 zweimal, 10,9 dreimal. Erst bei 11 Teilstrichen beginnen die *Strong.*-Mittel ein wenig dichter zu liegen.

Sie ist bei *Strong.* fast immer = 0, höchst selten beträgt sie 1—2 Teilstriche; so erscheint die Larve scheitelwärts stark zugespitzt. Bei *Sphaer.* dagegen ist der Scheitel stark abgeplattet infolge der Biegung der analen Scheitelstäbe. Um den Unterschied statistisch zu fassen, kann man etwa den Abstand der beiden Biegungs- resp. Gabelungsstellen der analen Scheitelbalken bei *Sphaer.* messen. Die Zuchtmittelwerte für diese Strecke lagen zwischen 2,3 und 5,0, ihr Gesamtmittelwert bei 3,9 Teilstreichen, während 0 die entsprechende Zahl bei *Strong.* wäre.

Ich wende mich nun zu den Unterschieden in den Analarmen der beiden Plutei, obwohl man, bei ihrer Auffälligkeit, es fast für kleinlich halten möchte, sie genauer zu diskutieren. Was erstens die Anzahl der Wurzeln der Analarmstützen angeht, so beträgt sie normalerweise bei *Strong.* 1, bei *Sphaer.* 3, bei einer Variationsbreite von 1—4 bei *Strong.*, 1—9 bei *Sphaer.* Hier herrscht also wirklich transgredierende Variabilität, wenn auch gerade die transgredierenden Varianten recht selten sind.

Dagegen kann ich mich nicht entschließen, auch für das Vorhandensein oder Fehlen von Querverbindungen zwischen den Analarmstützen (Gitterbildung) eine durchaus transgredierende Variabilität anzunehmen. Im ganzen sind in der Literatur 5 Fälle bekannt (Vernon, Herbst, Steinbrücke), denen ich keinen neuen an die Seite zu setzen habe, wo *Strongylocentrotus*-Plutei unter abnormen äußeren Bedingungen im Maximum 2 Brücken bildeten; und ob hier vielleicht nicht nur echte Brücken, sondern auch Verschmelzungen oder Gabelungen brückenähnlichen Charakters mitgezählt wurden, scheint mir nicht einmal sicher entschieden. Sie hindern mich nicht, das Vorkommen von Brücken ganz allgemein als ein *Sphaerechinus*-Merkmal, und zwar gerade als den augenfälligsten und gewichtigsten konstanten Unterschied zwischen *Strong.* und *Sphaer.*-Pluteis zu erklären. Absolut sicher erscheint jedenfalls der Schluß von mehr als zwei echten Brücken auf mütterlichen Einfluß. Hingegen muß man die Verschmelzungen ( $\varphi$ ) und Gabelungen ( $\gamma$ ) als transgredierend variable Merkmale ansprechen, wenn auch das Bereich der Transgression gering ist; denn diese Abnormitäten kamen bei *Sphaer.* weit öfter vor als bei *Strong.* Sie müssen als nicht gut gelungene echte Brücken, als Ansätze zur Gitterbildung angesehen werden; dementsprechend wurden sie, wie oben ausgeführt, unter zahlreichen *Strong.*-Zuchten nur in verschwindend geringer Anzahl beobachtet.

Das über die Unterscheidungsmerkmale der *Sphaer.*- und *Strong.*-Larven Gesagte läßt sich am kürzesten in folgender Weise zusammenfassen:

Die unterscheidenden Merkmale der Larven der beiden Elterarten gliedern sich in folgende zwei Gruppen:

A. Solche mit leicht transgredierender Variabilität		B. Konstant unterschiedene Charaktere	
<i>Sphaer.</i>	<i>Strong.</i>	<i>Sphaer.</i>	<i>Strong.</i>
asch < 8 Teilstr.	asch > 9 Teilstr.	Keule fehlt	Keule vorhanden
asch 3fach gegabelt	asch nicht gegabelt		
asch verwachsen	asch nicht verwachsen	asch rechtwinkelig geknickt	asch gerade
orsch' vorhanden	orsch' fehlt	orsch' gegabelt vorhanden	orsch' gegabelt fehlt
3 Analwurzeln	1 Analwurzel	—	—
3kantige Gitterstäbe	alle Ansätze zur Gitterbildung fehlen	echte Brücken vorhanden	echte Brücken fehlen

Über die Bedeutung dieser Unterschiede zur Beurteilung der Bastarde soll weiter unten gesprochen werden. Zuerst aber will ich die Bastardlarven selbst beschreiben, wobei ich mich aber noch weit kürzer fassen kann als bisher, da erstens die ausführlichen und auch mit zahlreichen Abbildungen versehenen Angaben von Vernon, Doncaster und Herbst vorliegen, denen ich hinsichtlich der überhaupt möglichen Varianten bei Bastardlarven nichts Neues zuzufügen habe; zweitens da die in den folgenden Kapiteln wiedergegebenen Tabellen mehr zur Kenntnis der Bastardlarven beitragen werden als viele Worte.

Die Merkmale der Bastardlarven stellen ein intrikates Gemisch aus den beiderseitigen elterlichen Merkmalen dar. Dabei ist jedes einzelne Merkmal in seinem Ausbildungsgrade gewöhnlich aus väterlichen und mütterlichen Komponenten gemischt, nur in seltenen Fällen schlägt es rein dem einen Elter nach. Der Grad der Vater- oder Mutterähnlichkeit nun variiert von Larve zu Larve in den denkbar



weitesten Grenzen: bei der Mehrzahl der Merkmale kann er vom rein väterlichen bis zum rein mütterlichen typischen Ausbildungsgrade schwanken, wobei in einem genügend großen Material sich alle erdenklichen Übergänge und Mittelstufen verwirklicht finden. Dabei sind bei bestimmten Merkmalen die mittleren Ausbildungsgrade, die also etwa gleichviel väterliches wie mütterliches enthalten, bei weitem häufiger als die extrem dem Typus des einen oder des anderen Elters angenäherten. So finden sich Analarme mit 2 Wurzeln viel häufiger als solche mit einer oder drei Wurzeln. Wie sich aus den Bastardtabellen feststellen läßt, hatten von 15700 untersuchten Skeletthälften 58,9% 2 Analwurzeln, 19,8% eine, 18,8% drei, 2,2% vier, 0,3% fünf Analwurzeln. Die *Strongylocentrotus*-Larven nun haben fast stets eine Wurzel, die *Sphaerechinus*-Plutei meist drei, selten vier oder mehr Wurzeln, so daß diese Zahlen das Überwiegen der genau intermediären Bastardvarianten gegenüber den stark vater- oder mutterähnlichen sehr gut veranschaulichen. Ähnlich verhalten sich die freien Enden der analen Scheitelstäbe: relativ selten sind bei den Bastarden gänzlicher Mangel einer Keule oder aber völlig ausgebildete Keulen von *Strongylocentrotus*-Stärke, viel häufiger sind mittelstarke Keulen. Ebenso kommen ungegabelte und dreifach (oder noch stärker) gegabelte Scheitelstäbe seltener vor als zweifach gegabelte. Bei allen diesen Merkmalen also liegen die am häufigsten vertretenen Ausbildungsgrade ziemlich genau in der Mitte zwischen den für die Eltern charakteristischen Ausbildungsgraden.

Bei anderen Merkmalen aber nähert sich der häufigste Ausbildungsgrad dem einen der elterlichen Typen an, und zwar in der Regel dem väterlichen. In ganz geringem Maße ist dies vielleicht bei der Länge der analen Scheitelbalken der Fall. Die mittlere Länge war bei *Strong.* (6000 Messungen) 12,7, bei *Sphaer.* (4600 Messungen) 7,74; das arithmetische Mittel zwischen dem *Strong.*- und dem *Sphaer.*-Werte würde also 10,22 Teilstriche betragen. Die mittlere Länge bei den Bastarden (15700 Messungen) aber betrug 10,43; ob die Abweichung innerhalb der Fehlergrenze liegt, habe ich nicht berechnet, doch erscheint es mir nicht wahrscheinlich, da gerade bei diesen Längenmessungen die Werte sehr genau stimmten (vergl. folgendes Kapitel); immerhin wäre die Differenz, falls sie wirklich zugunsten des Vaters besteht, äußerst gering. Deutlicher aber zeigen die einseitig verschobene Lagerung des Mittelwertes die Anzahlen der oralen Scheitelstäbe und die Ansätze zur Gitterbildung. Da eine normale *Strongylocentrotus*-Zucht 0%, eine normale *Sphaer.*-Zucht 100% oraler Scheitelstäbe aufweist, so müßten bei

den Bastarden 50% oraler Scheitelstäbe gefunden werden, wenn sie in dieser Hinsicht genau die Mitte zwischen den Elterarten hielten. Tatsächlich aber fand ich nur bei 13,7% (von 14100 untersuchten Skeletthälften) orale Scheitelstäbe, das Mittel ist also stark der väterlichen Seite angenähert. Und ebenso verhalten sich die Brücken. Bei *Strongy.* haben 0% , bei *Sphaer.* 100% Brücken; bei den Bastarden aber nicht etwa 50% im Mittel, sondern vielmehr nur 15,8% (15700 Skeletthälften). Auch hier also ist die Mehrzahl der Larven väterähnlich. Und auch die Anzahlen der Brücken bei denjenigen Skeletthälften, die überhaupt welche haben, sind nicht etwa halb so groß wie diejenigen reiner *Sphaerechinus*-Larven (gleiche Längen der Analarme vorausgesetzt, was ohne weiteres geschehen kann), sondern ebenfalls viel geringer.

Fast häufiger als echte Brücken vom *Sphaerechinus*-Typus aber sind bei den Bastarden unregelmäßige Bildungen derart, daß sie als mehr oder weniger geglückte Ansätze zur Gitterbildung bezeichnet werden könnten. Am seltensten finden sich kleine, sehr kurze, unregelmäßig gestaltete Zacken an einzelnen Analstäben, die kürzer sind als echte Brücken, aber in der Richtung von Brücken verlaufen; man könnte sich vorstellen, daß sie bei weiterem Wachstum zu vollständigen Brücken sich hätten umbilden können, so daß hier nur eine zeitliche Verschiebung gegenüber den Verhältnissen bei *Sphaer.* vorläge: bei *Sphaer.* nämlich entstehen die Brücken genau der Reihe nach gleich vollständig; ist die letzte (am meisten distale) in Bildung begriffen, so ist die vorletzte und alle früheren schon fertig geschlossen. Bei den Bastarden aber müßte diese Regel durchbrochen sein, da distal von einem Zacken auch fertige, geschlossene Brücken folgen können. Ob diese Deutung das Richtige trifft, ist nicht leicht zu entscheiden. Da die Zacken selten vorkommen, so habe ich sie in meinen Tabellen nicht berücksichtigt, ebenso wie auch Herbst, der ebenfalls nur solche Ansätze zur Gitterbildung als Brücken zählte, die mit mindestens 2 Stäben wirklich verwachsen waren und demnach eine ununterbrochene Verbindung darstellten. Recht häufig dagegen sind bei den Bastarden die bei *Sphaer.* seltenen Verschmelzungen (vergl. Tabelle 6), da nicht selten die einzelnen Analarmstützen eines Armes sehr nahe zusammenrücken. Indem zwei oder drei solche Stäbe auf verschieden lange Strecken, oft an verschiedenen Punkten gleichzeitig, zusammenfließen, kommen diese Verschmelzungen ( $q$  der Tabellen) zustande. Es erscheint mir sicher, daß diese Verschmelzungen als rudimentäre Brücken aufzufassen sind:

wären die Analarmstützen nicht so nahe zusammengedrückt, so hätten sich statt der Verschmelzungen echte Brücken ausgebildet. Trotzdem empfiehlt es sich, sie getrennt zu behandeln, da sie oft viel breiter sind als die echten Brücken: eine Verschmelzung kann also mehreren Brücken entsprechen. Es ist mir nun nie aufgefallen, daß in einzelnen Zuchten die Verschmelzungen besonders lang, in anderen besonders kurz ausgefallen wären: aus diesem Grunde glaubte ich die Verhältnisse tabellarisch am besten dann abzubilden, wenn ich die Verschmelzungen ( $\varphi$ ) und die echten Brücken (Br.) getrennt buchte und die gefundenen Anzahlen für verschiedene Zuchten nun einfach miteinander verglich. Herbst führt die Verschmelzungen in seiner Arbeit nicht auf; da sie aber in seinen Zuchten sicherlich auch vorgekommen sind (so zeigt seine Fig. 6, S. 207 in II distal und proximal je eine Verschmelzung, dazwischen eine echte Brücke), so vermute ich, daß er sie, wenigstens teilweise, mit zu den Brücken gerechnet hat. — Drittens scheinen mir auch die Gabelungen einzelner Analstäbe, wenn auch nicht alle, so doch zum Teil als Ansätze zur Gitterbildung zu betrachten zu sein. Nicht selten nämlich entspringt der freie Gabelast aus dem Hauptstabe genau in der Richtung einer Brücke und biegt dann in der Entfernung einer echten Brückenlänge vom Hauptast senkrecht um, so daß er nun parallel dem Hauptstabe distalwärts läuft. Solche Bilder erinnern so stark an echte Brücken, daß ich auch die Gabelungen als besondere Rubrik ( $\gamma$ ) unter die Ansätze zur Gitterbildung in den Tabellen einreibe. Die Ähnlichkeit mit echten Brücken ist zwar nicht für alle Gabelungen gleich groß, doch sind hier die Übergänge so kontinuierlich, daß Scheidungen unmöglich sind. Deshalb verzeichnete ich alle Gabelungen ebenfalls als Ansätze zur Gitterbildung.

Die besprochenen unvollkommenen Ansätze zur Gitterbildung, d. h. die Verschmelzungen ( $\varphi$ ) und die Gabelungen ( $\gamma$ ), sind durchschnittlich bei den Bastarden etwa ebenso häufig wie echte Brücken, ja sogar noch etwas häufiger als diese; es scheint also, als ob die auch bei reinen *Sphaer-echinus*-Keimen vorhandene Tendenz, gelegentlich pathologische Brücken zu bilden, bei den Bastarden erheblich gesteigert sei. Trotzdem ist es nicht angängig, dieses Faktum als ein Zeichen von Kränklichkeit der Bastarde anzusehen, da sie tatsächlich ebenso gesund und ausgewachsen sind wie reine Kontrollzuchten der Elterarten, ja gelegentlich die Kontrollzuchten an Gesundheit übertreffen können.

Oben hatte ich festgestellt, daß die echten Brücken bei den Bastardlarven bei weniger als 50% der Larven vorkommen, daß sie also hierin

dem väterlichen Typus näher stehen als dem mütterlichen. Das gleiche gilt für die unvollkommenen Ansätze zur Gitterbildung in abgeschwächtem Maße. Die Gabelungen und Verschmelzungen sind etwas häufiger als die echten Brücken (sehr im Gegensatz zu *Sphaerechinus*, wo das Verhältnis umgekehrt lag), kommen aber immer noch bei weniger als 50% vor. Wenn man aber alle Skelethälften mit Ansätzen zur Gitterbildung, seien es nun echte Brücken oder nur Gabelungen und Verschmelzungen, addiert, so ergibt sich für sämtliche untersuchte Zuchten (Tabelle Nr. 12, S. 148, 157, 156 Zuchten), daß im Mittel 51% der Skelethälften Ansätze zur Gitterbildung trugen. Daß diese Zahl so genau mit 50 übereinstimmt, was anscheinend rein intermediärer Vererbung entsprechen würde, halte ich für Zufall. Auch wenn man die unvollkommenen Ansätze zur Gitterbildung den echten Brücken gleichwertig setzen würde, könnte man nicht sagen, das Gitter werde rein intermediär vererbt: wenn auch die Hälfte der untersuchten Analarme Ansätze zur Gitterbildung zeigt, so ist doch die mittlere Anzahl der Ansätze zur Gitterbildung viel geringer als die Brückenanzahl von *Sphaer.*-Larven, durch 2 dividiert: mit anderen Worten: auch das Gitter der Analarme nähert sich bei den Bastarden dem väterlichen Typus stark an.

Endlich sei noch kurz auf die Fälle eingegangen, wo ein Merkmal nahezu rein dem einen Elter nachschlug. Während naturgemäß ein solches Verhalten bei den Keulen oder Gabelungen der analen Scheitelstäbe, bei der Anzahl der Analarmstützen u. a. nicht selten war, so wurden andererseits sowohl rein väterliche wie auch rein mütterliche Analarme weit seltener beobachtet. Rein väterliche Analarme, d. h. solche mit einer einzigen, einfachen Analarmstütze, ohne jegliche Ansätze zur Gitterbildung, fand ich ziemlich oft; echte dreikantige (oder vierkantige) Gitterstäbe mit lauter echten Brücken in der für *Sphaerechinus* charakteristischen engen Anordnung dagegen viel seltener. Die Maximalzahl von Brücken in einem Analarm, die ich bei Bastarden überhaupt beobachtete, war 32. — Die Ausbildung der oralen Scheitelstäbe ging in einigen seltenen Fällen (insgesamt 22) soweit, daß ein völlig geschlossener Scheitelkorb wie bei *Sphaerechinus* entstand. Gegabelte orale Scheitelstäbe waren etwas weniger selten.

Ganz selten endlich waren Plutei, bei denen sämtliche Skelettmerkmale entweder rein väterlich oder rein mütterlich waren, so daß man sie nach der Auflösung des Pigmentes von artgleich befruchteten Keimen nicht hätte unterscheiden können. Vollkommen reine *Strongylocentrotus*-Skelette fand ich bei den Bastarden 22mal, reine *Sphaerechinus*-

Skelette 31 mal, unter schätzungsweise 20000 bis 30000 untersuchten Skeletthälften.

Fassen wir das über die Merkmale der elterlichen Larven sowie der Bastardlarven Gesagte kurz zusammen:

Wie die Untersuchung von 6000 *Strongylocentrotus*- und 4600 *Sphaerechinus*-Plutei ergab, variieren beide Arten von Plutei innerhalb ziemlich breiter Grenzen. Beim Vergleich der Variationsbreite der *Strongylocentrotus*-Merkmale mit denen von *Sphaerechinus* ergab sich, daß einige Merkmale in geringem Maße transgredierend variieren; d. h. einige seltene Varianten von *Strongylocentrotus* zeigen in bestimmten Merkmalen Anklänge an *Sphaerechinus*-Merkmale und umgekehrt; die große Mehrzahl der Larven aber, welche man demnach als die typischen Formen bezeichnen kann, läßt diese Anklänge vermissen. — Andere Merkmale aber sind konstant different, d. h. sie werden stets nur bei einer der beiden Arten vorgefunden, bei der anderen stets vermißt, so viele Larven man auch untersuchen mag. In der Tabelle auf S. 31 sind die transgredierend variablen den konstant differenten Merkmalen gegenübergestellt.

Die Bastardlarven (von 156 Elterpaaren) sind ebenfalls in sämtlichen untersuchten Merkmalen in weitem Maße variabel, und zwar kann fast jedes einzelne Merkmal vom rein väterlichen bis zum rein mütterlichen Typus schwanken. Am häufigsten sind für einige Merkmale die genau in der Mitte liegenden Ausbildungsgrade, für andere Merkmale solche, die sich dem väterlichen Typus mehr oder weniger annähern. Plutei, bei denen sämtliche Charaktere rein väterlich oder rein mütterlich waren, wurden in außerordentlich seltenen Fällen aufgefunden.

Diese Angaben wurden gewonnen, indem ich sämtliche Messungen und Zählungen zu Mittelwerten vereinigte. Für meine Fragestellung aber hat diese Betrachtungsweise keinen großen Wert. Vielmehr kam es stets darauf an, verschiedene Zuchten miteinander zu vergleichen. Sollte beispielsweise die Wirksamkeit bestimmter äußerer Faktoren auf die Variabilität untersucht werden, so teilte ich die Nachkommenschaft eines Elterpaares in gleichgroße Teile und züchtete diese unter differenten Bedingungen; gaben diese Geschwisterzuchten gleiche Vererbungsresultate, so mußten die äußeren Bedingungen wirkungslos gewesen sein.



Wenn andererseits das Alter der Gameten eine Rolle bei der Vererbung spielen sollte, so mußten Zuchten aus alten Gameten andere Mittelwerte ergeben als Geschwisterzuchten aus jüngeren Gameten desselben Elternpaares. Und endlich war auch die Individualpotenz bestimmter Tiere nur zu bestimmen, indem man die Tiere, am besten übers Kreuz nach dem Schema I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub>, II<sub>2</sub>, wo römische Ziffern die ♀♂, arabische die ♂♂ bedeuten<sup>1)</sup>, getrennt miteinander bastardierte und dann die vier Zuchtergebnisse verglich. Beim Vergleich aller dieser Zuchten zeigten sich nun gelegentlich bedeutende Unterschiede sowohl der Variationsbreite wie auch der Mittelwerte, und zwar sowohl bei gleichelterigen Zuchten (Geschwisterzuchten), als auch bei Zuchten von Nachkommen verschiedener Elternpaare, kurz ausgedrückt, bei ungleichelterigen Zuchten. Es ergab sich also eine Variabilität der Mittelwerte von Variationskurven verschiedener Zuchten: ich unterscheide dabei aus praktischen Gründen „gleichelterige Variabilität“ von „ungleichelteriger Variabilität“, je nachdem, ob von der Variabilität von Geschwisterlarven oder von Nachkommen verschiedener Elternpaare die Rede ist (vergl. Einleitung, S. 7). Die durch den Vergleich verschiedener Zuchten gewonnenen Ergebnisse über die Ursachen der gleichelterigen und ungleichelterigen Variabilität bilden den Inhalt dieser Untersuchungen und werden in den folgenden Kapiteln ausführlich dargestellt werden.

Über die Anfertigung der Tabellen und die dabei angewendeten Abkürzungen, sowie über die Ausführung der Messungen an Bastardlarven ist folgendes zu sagen:

Wegen der Anfertigung der Präparate und der Auswahl der zu messenden Larven vergl. S. 18 und 50. Jede Skeletthälfte wurde getrennt von der anderen gebucht. Von jeder Zucht maß oder bestimmte ich an je 50 Larven, d. h. 100 Skeletthälften oder mehr, folgende Merkmale:

1. an den analen Scheitelbalken:

a) die Länge, angegeben in Teilstrichen des Okularmikrometers (1 = 16,5  $\mu$ ).

b) Vorhandensein oder Fehlen der Keule, wobei ich drei Dickengrade unterschied, nämlich I = vollständiges Fehlen jeglicher Verdickung, wie bei *Sphaer.*, II = leichte Anschwellung, III = starke Anschwellung wie bei *Strong.* Diese Angaben beruhen auf Schätzung; doch konnte ich mich durch gelegentliches Nachmessen von Stichproben überzeugen, daß die Schätzungen brauchbare Werte lieferten.

<sup>1)</sup> Diese Bezeichnungsweise habe ich in allen Tabellen dieser Arbeit beibehalten.



c) Gabelung an der Spitze, wobei ich wieder 3 Ausbildungsgrade unterschied:  $\alpha$  = Fehlen der Gabelung wie bei *Strong.*,  $\beta$  = Spaltung in zwei Äste,  $\gamma$  = Spaltung in drei Äste wie bei *Sphaerechinus*; wenn noch mehr als 3 Enden vorhanden waren, was bei anormalen, hirschgeweihartig stark verzweigten Scheitelstäben vorkam, so bezeichnete ich diesen Zustand mit „Hi“.

d) Vorhandensein oder Fehlen der rechtwinkligen Knickung an unverdickten analen Scheitelstäben nach *Sphaerechinus*-Art. Kurvenartig gebogene Stäbe, die bei den Bastarden häufig sind, wurden nicht berücksichtigt.

e) Verwachsung der analen Scheitelstäbe nach *Sphaerechinus*-Art.

f) Abstand der distalen Enden der analen Scheitelstäbe („abst. aschsp.“), gemessen mit dem Okularmikrometer ( $1 = 16,5 \mu$ ). Waren die Enden unverzweigt (Bastarde  $\alpha$ , sowie *Strongylocentrotus*), so maß ich den Abstand der Endpunkte; waren sie verzweigt (Bastarde  $\beta$  oder  $\gamma$ , sowie *Sphaerechinus*), so wurde der Abstand der Verzweigungspunkte bestimmt.

## 2. An den Analarmen:

a) Anzahl der Wurzeln der Analarmstützen; in den Tabellen als Prozentzahlen der Skeletthälften mit 1, 2 usw. Analwurzeln angegeben. 1 afw = 10, 2 afw = 80, 3 afw = 10 bedeutet also, unter 100 Skeletthälften haben 10 je eine, 80 je zwei, 10 je drei Analwurzeln gehabt.

b) Länge der Analarmstützen. Hier wurde jede vorhandene Analarmstütze, ob lang oder kurz, einzeln gemessen ( $1 = 16,5 \mu$ ); die Stützen eines Analarmes wurden der Länge nach numeriert: af<sub>1</sub> bedeutet die längste, af<sub>2</sub> die zweitlängste Analarmstütze usw.: numeriert und gemessen wurden stets nur „Wurzeln“ im Sinne Herbsts, nicht dagegen Gabeläste und dergl.

c) Ansätze zur Gitterbildung.

$\alpha$ ) Gabelungen der Analarmstützen.  $\gamma_1, \gamma_2, \gamma_3$  usw. bedeutet, daß im Bereiche eines Analarmes eine, zwei oder drei usw. Gabelungen vorkamen.

$\beta$ ) Verschmelzungen zweier Stäbe.  $\varphi_1, \varphi_2, \varphi_3$  usw. bedeutet, daß in einem Analarme eine, zwei, drei usw. Verschmelzungen beobachtet wurden.

$\gamma$ ) Echte Brücken. Br<sub>1</sub>, Br<sub>2</sub> . . . Br<sub>14</sub> bedeutet, in einem Analarme seien 1, 2 . . . 14 echte Brücken aufgetreten. Bei der Anfertigung der Tabellen zählte ich zusammen, wieviel Hälften mit 1 Br, mit 2 Br . . ., mit 14 Br unter 100 Hälften vorkamen, und verzeichnete diese Zahlen

sämtlich, ebenso für  $q$  und  $\gamma$ , und berechnete außerdem noch die Anzahl von Hälften (auf 100), die Brücken, Gabelungen oder Verschmelzungen gehabt hatten („gitterlos“, „mit  $\gamma q$ “, „mit Br.“), sowie die mittlere Anzahl von Brücken, Gabelungen oder Verschmelzungen, die auf einen Analarm kamen (MBr, M $\gamma$ , M $q$ ). Das Vorkommen typischer dreikantiger *Sphaerechinus*-Stäbe bei Bastarden wurde besonders bemerkt.

3. Vorhandensein, Länge und Gestalt der oralen Scheitelbalken (orsch'). Bestimmt wurde ihre Anzahl auf 100 Skelethälften, ihre Länge ( $1 = 16,5 \mu$ ) und ihre Endigungsweise:  $\gamma$  bedeutete endweise verzweigte orale Scheitelstäbe nach mütterlichem Typus. Etwa vorhandene geschlossene Scheitelstäbe wurden ebenfalls gesondert gebucht.

Um das Gesagte zu veranschaulichen, lasse ich die Tabelle eines Versuches hier folgen, wie ich sie nach Abschluß der Messungen für jede einzelne Zucht aufstellte und beim Vergleich der Zuchtergebnisse stets benutzte. Sie enthält bei den Längenmaßen außer den Mittelwerten (M) stets auch die Variationsbreite ( $\Delta$ ), sowie den kleinsten (Min.) und größten beobachteten Wert (Max.). Die vorliegende Tabelle gibt einen Versuch über die Wirksamkeit des Sauerstoffgehaltes auf die Variabilität der Bastarde (Nachkommen eines Elterpaares, in drei verschieden gut durchlüftete Schalen verteilt) wieder. Die drei Kolonnen I, II, III bezeichnen die drei Geschwisterzuchten (s. S. 40).

In jeder der drei Zuchten I—III gibt die erste Kolonne, mit „Anz.“ überschrieben, die Anzahl der Messungen, die den Längenmessungen zugrunde liegen. So waren unter 100 untersuchten Skelethälften in I 19 mit einer dritten Analarmstütze; diese 19 Stützen hatten die mittlere Länge von  $4,7 \times 16,5 \mu$ , die kürzeste dritte Analarmstütze war 1 Teilstrich, die längste 20 Teilstriche lang, die Variationsbreite betrug also 19 Teilstriche. Ebenso sind die übrigen 5 Zeilen mit Längenmessungen (asch = anale Scheitelstäbe, af<sub>1-3</sub> = Analarmstützen, der Länge nach geordnet, Abst. aschsp. = Abstand der analen Scheitelbalkenspitzen, orsch' = orale Scheitelbalken) zu lesen. In der Zeile „Anz. afw“ sind dann die Anzahlen der Skelethälften mit ein bis vier Analwurzeln (1 afw . . . 4 afw) auf 100 Skelethälften zusammengestellt. Unter 100 Skelethälften waren also in I 27 Hälften mit einer Analarmstütze, 54 mit zwei, 17 mit drei, 2 Hälften mit vier Analarmstützenwurzeln. In der letzten Zeile der oberen Tabelle sind die Merkmale der freien Enden der analen Scheitelstäbe zusammengestellt. Unter 100 waren in der Zucht I 8 gänzlich unverdickt (I), 76 hatten eine echte Keule wie *Strongylocentrotus* (III), 16 hatten mittelstarke Keulen (II).



8 der Scheitelstäbe waren rechtwinklig nach *Sphaerechinus*-Art geknickt ( $\gamma$ ), 4 mal waren die Scheitelstäbe verwachsen (verw.). 25 Scheitelstäbe waren unverzweigt ( $\alpha$ ), 31 einfach gegabelt ( $\beta$ ), 38 doppelt gegabelt wie bei *Sphaer.* ( $\gamma$ ), 6 hatten hirschgeweihtartig verzweigte unregelmäßige Enden.

In der zweiten Tabelle findet man die Daten über die Gitterbildung. Gabelungen kamen in I bei 26 Skelethälften vor, und zwar jedesmal in einem Analstabe nur eine Gabelung. Insgesamt 16 Skelethälften (Kolumne  $\Sigma$ ) hatten Verschmelzungen; 12 Skelethälften davon hatten nur je eine Verschmelzung ( $\varphi_1$ ), 3 hatten je 2 ( $\varphi_2$ ), eine hatte 4 Verschmelzungen ( $\varphi_4$ ). Im Mittel kamen also auf die einzelne Skelethälfte 0,22 Verschmelzungen (M). Brücken kamen bei insgesamt 16 ( $\Sigma$ ) Skelethälften vor, von denen 3 Hälften eine Brücke, 4 Hälften 2 Brücken, . . . . 1 Hälfte 16 Brücken . . . , 1 Hälfte 32 Brücken besaß. Im Durchschnitt kamen auf die einzelne Skelethälfte 1,94 Brücken (M). Zählt man alle Ansätze zur Gitterbildung zusammen, so kamen auf die einzelne Skelethälfte im Mittel 2,42 Ansätze zur Gitterbildung ( $\Sigma M$ ). 52 der Skelethälften hatten überhaupt keine Ansätze zur Gitterbildung („Gitterlos“), 32 hatten zwar unvollkommene Ansätze zur Gitterbildung, aber keine Brücken („mit  $\gamma\varphi$ “), 16 aber hatten echte Brücken („mit Br“). Von den 50 Larven hatten 4 reine *Sphaerechinus*-Charaktere, so daß sie dem Skelett nach für *Sphaerechinus*-Larven hätten gehalten werden können, wenn nicht die völlig reine Kontrollkultur dafür gebürgt hätte, daß kein *Sphaerechinus*-Sperma in die Zucht eingedrungen sein konnte, daß also auch diese Larven Bastarde waren. — Genau so sind die Angaben für die Zuchten II und III zu lesen. So zeigen sie, daß die Vererbungsrichtung weder der Breite der Variabilität noch den Mittelwerten nach in den drei Zuchten verschieden war: mithin hatte der Sauerstoffreichtum keinen Einfluß auf die Vererbungsrichtung.

Derartige Tabellen, welche alle diese Merkmale berücksichtigen und gleichzeitig nicht nur über die Mittelwerte, sondern auch über den Grad der Variabilität Auskunft geben, besitze ich für jede einzelne der zahlreichen Zuchten, über die ich im folgenden hier zu berichten habe; und beim Vergleich der Zuchten berücksichtigte ich selbst auch stets alle diese Merkmale.

Leider stellte es sich aber im Verlauf der Arbeit heraus, als die Anzahl der Zuchten immer weiter zunahm, daß es schon aus Gründen der Raumersparnis ganz unmöglich wäre, alle diese Merkmale bei allen Zuchten gesondert und ausführlich zu besprechen und das ganze hierfür erforderliche Tabellenmaterial wiederzugeben. So beschränke ich mich

in der zusammenfassenden Übersicht über den Tatbestand auf einen Teil der untersuchten Merkmale, wobei ich diejenigen Merkmale auslasse, die von Zucht zu Zucht am wenigsten variabel waren und deren zahlenmäßige Bestimmung und Einordnung am wenigsten genau ausfallen konnte. Ich habe demnach bei der Besprechung der einzelnen Zuchten die Gestalt der analen Scheitelstäbe, das Vorhandensein oder Fehlen von Verwachsungen der Skeletthälften, die Länge der Analarmstützen mit Ausnahme der ersten, d. h. längsten Stütze eines Analarmes, fortgelassen, sowie auch in der Regel die Angaben über den Grad der Variabilität, der sich ja besonders für die Gitterangaben in den ausführlichen Tabellen sehr genau dargestellt fand, nicht in die zusammengedrängten, hier veröffentlichten Tabellen aufgenommen.

Die Angaben über die Gestaltung der analen Scheitelstäbe hatten sowieso weniger Wert als die übrigen, da sie bei Genauigkeitsproben meist etwas unregelmäßig ausfielen und stets eigene Wege gingen. Wo alle übrigen Merkmale in bestimmt abgestufter Weise sich auf die einzelnen Zuchten verteilten, wies die Verteilung der Keulenstärken und Gabelungsgrade sowie der Verschmelzungen eigentlich niemals irgendwelche Regelmäßigkeit auf. Vielleicht lag das z. T. an der relativ großen Ungenauigkeit ihrer Bestimmbarkeit, oder auch an einer unglücklichen Wahl der Klassenspielräume speziell bei den Keulenstärken; jedenfalls lieferten sie niemals irgendwie klare Ergebnisse, so daß ich auf ihre Wiedergabe gerne verzichte. — Die Länge der einzelnen analen Armstützen war in allen Zuchten inter se meist in ähnlicher Weise abgestuft. Die zweitlängsten Stützen ( $af_2$ ) hatten fast stets im Durchschnitt etwa  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ , die drittlängsten ( $af_3$ ) etwa  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  der Länge der längsten Analarmstützen ( $af_1$ ); alle weiteren Wurzeln ( $af_4$ ,  $af_5$  usw.) waren fast stets nur kurze Stummel, die über 1—2 Teilstriche Länge nicht hinauskamen. So glaube ich auch, auf die Wiedergabe dieser Zahlen verzichten zu können. Man könnte zwar daran denken, daß eine größere relative Länge von  $af_2$ ,  $af_3$  usw. im Vergleich zu  $af_1$  ein Hinneigen zum mütterlichen Typus darstellte: tatsächlich aber variieren diese Verhältnisse von Zucht zu Zucht so wenig, daß ich aus diesen Längenmessungen ebenfalls nichts Entscheidendes entnehmen konnte.

Schwerer konnte ich mich dazu entschließen, die Angaben über die Größe der Variabilität zu streichen, besonders die zur Beschreibung einer Zucht so wesentlichen Variationsbreiten bei den Längenmessungen, sowie über die genauere Verteilung von Brückenanzahlen usw. auf die einzelnen Analarme. Zweifellos würde hier manche Übereinstimmung

von verschiedenen Zuchten viel eindrucksvoller erscheinen, wenn ich die ganze Aufzählung der Hälften mit einer, zwei, drei usw. Brücken jedesmal in der Weise wiedergegeben hätte wie auf S. 40, indem gelegentlich im einzelnen geradezu erstaunlich große Übereinstimmungen verschiedener Zuchten zutage traten. Trotzdem beschränkte ich mich definitiv, wie bei den Längenmessungen, so auch bei den Angaben über die Gitterung, auf die Mittelwerte.

Ob dieses Verhalten statthaft ist oder nicht, muß in kurzen Worten besprochen werden. Von dem Grade der Variabilität hängt bekanntlich die Genauigkeit einer Mittelwertsbestimmung direkt ab, wie ich im folgenden Kapitel erläutere. Tatsächlich schwankte auch bei verschiedenen Zuchten der Grad der Variabilität innerhalb nicht ganz unbeträchtlicher Grenzen. Beim Vergleich einzelner Zuchten habe ich nun diesen Verhältnissen stets Rechnung getragen, indem ich bei großer Variabilität mehr Larven als 50 untersuchte und die Fehlergrenzen in noch anzugebender Weise breiter ansetzte als bei geringerer Variabilität. Ferner haben die Angaben über die Variabilitätsgröße in bestimmten Versuchsergebnissen auch an sich, unabhängig von der Genauigkeitsbestimmung der Mittelwerte, positiven Wert. In diesen Fällen aber habe ich die erforderlichen Angaben gemacht.

Somit gehen in die abgekürzten Tabellen nur folgende Angaben ein:

1. Das Datum der Befruchtung und der Fixierung der Zuchten. 2. Angaben über die Elterntiere. Römische Ziffern (I, II...) bedeuten ♀♀, arabische Ziffern (1, 2...) aber ♂♂. In den Bastardtabellen sind also I und II verschiedene *Sphaerechinus* ♀♀, 1 und 2 verschiedene *Strongylocentrotus* ♂♂. 3. Die Temperatur während der Aufzucht der Larven: hier heißt K Kältezucht (8—12°), N Zucht bei Zimmertemperatur (16—18°), W Wärmeszucht (20—24°C). 4. Die Länge der analen Scheitelbalken (asch). 5. Die Länge der längsten Analarmstütze (af). 6. Die Prozentzahlen der Skeletthälften mit einer, zwei, drei und vier Analwurzeln (1afw, 2afw . . . 4afw)<sup>1</sup>. 7. Die Prozentzahlen der Skeletthälften mit Gabelungen ( $\gamma$ ), Verschmelzungen ( $\varphi$ ), sowie mit Brücken (Br), und die Prozentzahl der Skeletthälften ohne jeglichen Ansatz zur Gitterbildung („gitterlos“). 8. Die mittleren Anzahlen der Gabelungen ( $M\gamma$ ), Verschmelzungen ( $M\varphi$ ), Brücken (MBr) und der Ansätze zur Gitterbildung

<sup>1</sup>) Wenn fünfte Analwurzeln registriert wurden, so trug ich ihre Anzahl in die Rubrik 4 afw. ein, und zwar durch hochgestellte Ziffern in kleinerem Druck (vgl. Tabelle 3, 4b u. a.).



insgesamt ( $\Sigma M$ ). Diese Zahlen wurden so gewonnen, daß ich alle bei sämtlichen untersuchten Larven einer Zucht gefundenen Gabelungen, Verschmelzungen, Brücken oder Ansätze für Gitterbildung überhaupt addierte und durch die Anzahl der untersuchten Larven dividierte. Hatte also eine Zucht z. B. unter 100 Skelethälften 8 mit je einer, 4 mit je 2, eine mit 3 Brücken, so ist  $mBr = (1 \times 8 + 4 \times 2 + 1 \times 3) : 100 = 0,19$ ;  $\Sigma M$  ist gleich  $M_7 + M_9 + MBr$ . 9. Die Prozentzahl der oralen Scheitelstäbe. — Wo echte *Sphaerechinus*-Gitterstäbe, gegabelte Oralstäbe oder rein väterliche und rein mütterliche Skelette vorkamen, wurde es meist besonders hervorgehoben.

### B. Genauigkeit.

Im vorigen Kapitel habe ich die bei *Strongylocentrotus* und *Sphaerechinus*-Pluteis konstant bzw. transgredierend verschiedenen Merkmalspaare beschrieben und die Methoden angegeben, nach denen die Bastarde in bezug auf diese Merkmalspaare untersucht und registriert wurden. So wurden für die einzelnen Zuchten für jedes Merkmal Variationsreihen erhalten und deren Mittelwerte bestimmt. Der Vergleich dieser Mittelwerte nun bildet den Hauptgegenstand dieser Untersuchung. Mag man nun entscheiden wollen, ob äußere Faktoren den Mittelwert einer Geschwister-Variationskurve verschieben, ob verschieden alte Geschwistergameten gleiche oder verschiedene Vererbungstendenzen besitzen, ob endlich die Nachkommen verschiedener Elterpaare dem mütterlichen Typus gleich oder verschieden nahe stehen, immer bringt der Vergleich von Mittelwerten die Lösung der Frage.

So muß vor allem anderen die Zuverlässigkeit der gewonnenen Mittelwerte geprüft werden. Ihre Genauigkeit nun kann erstens durch die biologischen Verhältnisse, wie sie für das gewählte Untersuchungsmaterial eigentümlich sind, zweitens durch Mängel der statistischen Betrachtungsweise gefälscht werden.

Um mit den Einwänden zu beginnen, die aus biologischen Eigenheiten des Materiales gezogen werden könnten, so ist ihre Erörterung um so notwendiger, als bereits mehrere Autoren über die Zuverlässigkeit der Skelettcharaktere zur Bastardbeurteilung, ja sogar über die Verwendbarkeit von Echinodermenlarven überhaupt, absprechend geurteilt haben.

So hörte ich öfters gesprächsweise den Einwand, eine Untersuchung so jugendlicher Larven, wie die vierarmigen Plutei es sind, könne keine vererbungstheoretische Bedeutung haben. Lehrten doch

beispielsweise zahlreiche Befunde an Schmetterlingsraupen, daß verschieden alte Larvenstadien durchaus verschiedenen Vererbungsmodis folgen könnten. Diese Tatsache ist ohne weiteres zuzugeben. So waren gewisse Bastardraupen (*Lymantria dispar*  $\times$  *japonica*) nach der ersten Häutung fluktuierend intermediär, ähnlich wie etwa die Plutei meiner Seeigelkreuzung, später, nach der fünften Häutung aber dominierte der Charakter des einen der beiden Eltern (*dispar*) fast vollkommen (Goldschmidt 1913, S. 170). Und sogar für Seeigellarven gilt vielleicht ganz etwas Ähnliches, da nach Shearer, de Morgan und Fuchs alte *Echinus*-Bastardlarven reine Dominanzerscheinungen zeigen, indem Wimperepauletten oder grünes Pigment bei allen Nachkommen einer Kreuzung entweder vorhanden sind oder fehlen, wogegen die frühen Skelettmerkmale eine breit fluktuierende Variabilität zeigen. — Dennoch sehe ich nicht ein, warum man die Gesetze, welche die Ausbildung früher Larvenmerkmale beherrschen, deshalb nicht untersuchen solle, weil alte Larven vielleicht in irgend einem neu hinzutretenden Merkmale oder auch in dem schon an den jungen Larven untersuchten sich anders verhalten als die jungen. Falls die Merkmale der jungen Larven überhaupt in irgendwie regelmäßiger Weise auftreten, so müssen ihrer Vererbung bestimmte ursächliche Verhältnisse zugrunde liegen, deren Untersuchung genau so bedeutungsvoll ist wie die von älteren Larven oder von Imagines. Ob aber die älteren Larven etwa infolge einer Dominanzverschiebung oder des Aktivwerdens neuer, in jungen Larven nur latent vorhandener Entwicklungsfaktoren, ein anderes Kleid tragen als die jungen, erscheint mir für die Erforschung der Gesetzmäßigkeiten, die der Entwicklung der jungen Larvenmerkmale zugrunde liegen, gänzlich gleichgültig.

Häufig hört und liest man ferner Hinweise auf die große Variabilität der Skelettcharaktere. Besonders die Autoren, welche mit Art- oder Varietätsbastarden von Echiniden arbeiteten (z. B. Hagedoorn, Shearer, de Morgan und Fuchs u. a.), geben an, daß konstant differente Merkmalspaare nicht aufzufinden seien. Bei ihren Objekten mag ihre Skepsis durchaus berechtigt sein, bei den hier behandelten Gattungsbastarden (Vernon, Doncaster, Herbst, Tennent u. a.) ist sie es zweifellos nicht. Auf S. 31, B des vorigen Kapitels habe ich bereits eine ganze Reihe von konstant differenten Merkmalspaaren für die Elterarten meiner Kreuzung aufgezählt und auch darauf hingewiesen, daß bei den transgredierend variierenden Merkmalspaaren der beiden Spezies gemeinsame Bereich erstens sehr schmal und zweitens auch sehr dünn

besetzt ist. Auf jeden Fall gibt es konstant und ausnahmslos differente Merkmalspaare beider Elterarten, und diese gestatten es ohne Zweifel, bei meinem Objekte durchaus bindende Aussagen über die Vererbungsrichtung der Bastarde im allgemeinen und auch einzelner Bastardindividuen im besonderen zu machen. Ein dreikantiger Gitterstab, ja ein nur zweikantiger mit mehr als etwa 3 Brücken kann unmöglich von *Strongylocentrotus* vererbt sein und deutet mit Sicherheit auf mütterlichen Einfluß; ebenso muß die Anwesenheit einer kräftigen, nicht gespaltenen Keule mit Sicherheit vom Vater herrühren usw. Man darf wohl in mehr als der Hälfte der Fälle aussagen, ein bestimmter Pluteus könne ein bestimmtes Merkmal nur vom Vater, ein anderes nur von der Mutter ererbt haben. Deshalb erscheint mir Steinbrücks Ausspruch, unser gemeinsames Material sei zu Bastardierungen nicht geeignet, als unberechtigt; um so mehr, als der von mir festgestellte Bereich der Variabilität der beiden Elterarten, soweit ich es übersehe, durchaus nicht enger ist, als ihn Steinbrück fand, so daß auch Steinbrück bei ruhiger Überlegung aus seinen Befunden auf die Anwesenheit konstant differenter Merkmale hätte aufmerksam werden müssen.

Nun liegen aber außerdem für meine besonderen Zwecke, nämlich die Vergleichung von Mittelwerten verschiedener Bastardzuchten untereinander, die Verhältnisse ungleich günstiger, als in den älteren Arbeiten Steinbrücks u. a., wo nur Ähnlichkeit der Bastarde insgesamt mit den Eltern erörtert werden sollte. Um zu entscheiden, ob „die“ F<sub>1</sub>-Bastarde intermediär, „patrokin“ oder „matrokin“, oder rein väterlich oder rein mütterlich seien, können natürlich nur konstant differente Merkmalspaare der Eltern in ihrem Verhalten bei den Bastarden geprüft werden. Beim Vergleich einzelner Bastardzuchten untereinander auf den Grad der Mutterähnlichkeit oder Vaterähnlichkeit aber ist man keineswegs auf die konstant differenten Merkmale beschränkt, sondern darf sich mit genau dem gleichen Rechte der transgredierend variablen Merkmale bedienen. Denn hier werden einzelne Bastardmittelwerte untereinander, oder was dasselbe ist, die Bastardmittelwerte einzeln nacheinander mit den Mittelwerten der Elterplutei verglichen, wobei aber das Vorhandensein extremer Plus- und Minusabweicher bei den Eltern gänzlich gleichgültig ist. Wenn z. B. *Sphaerrechinus*-Plutei im Mittel 100% Skeletthälften mit Brücken haben, so haben *Strongylocentrotus*-Plutei im Mittel 0% solcher Skeletthälften, welche Zahl man vielleicht im Hinblick auf die wenigen Fälle von Vernon, Steinbrück und Herbst, wo *Strongylocentrotus*-Plutei ein bis zwei (echte?) Brücken

gehabt haben, auf 0,001% oder dergleichen erhöhen könnte. Hat nun eine Bastardzucht 30% Skeletthälften mit Brücken, so ist sie offenbar weniger stark mütterlich als eine solche mit 40%, und dieser Anspruch würde auch dann noch gelten, wenn die von Steinbrück behauptete transgredierende Variabilität so groß wäre, daß nicht etwa 0,001%, sondern 25% aller *Strongylocentrotus*-Skeletthälften Brücken hätten. Wenn also Fuchs (1912) schreibt: „if the variation curves of a pair of characters overlap one another, the experiments can not give a clear result“, so gilt sein Satz zwar sicherlich für den Vergleich von Bastarden überhaupt mit den Eltern, um zu entscheiden, ob die Bastarde intermediär sind oder dem einen Elter gleichen; diese Frage ist bei meinen Bastarden vermittlels der konstant differenten Merkmale denn auch bereits gelöst: die meisten Larven sind intermediär, wenige gleichen in diesem oder jenem Merkmale völlig einem der Eltern. Nicht dagegen gilt der Satz für den Vergleich mehrerer Bastardzuchten untereinander, womit ich im folgenden mich ausschließlich beschäftigen werde. So habe ich denn, wie auf S. 37—39 und S. 43—44 ersichtlich ist, ohne Bedenken transgredierend variierende wie konstant verschiedene Merkmalspaare in gleicher Weise zur Bastardbeurteilung verwendet.

Generelle negative Urteile über den Wert der Skelettmerkmale von Echiniden bei der Bastardbeurteilung bestehen demnach nicht zu Recht; die von mir ausgeführte Kreuzung bietet eine Reihe konstant differenter Merkmalspaare dar, und die ebenso zahlreichen leicht transgredierend verschiedenen Merkmalspaare sind bei meiner Fragestellung genau ebenso gut zu brauchen.

Ich gehe weiterhin zur Besprechung zweier Annahmen von Doncaster über, welche beide, wenn sie genügend gestützt wären, die Genauigkeit meiner Mittelwerte und damit der Arbeit überhaupt ganz erheblich beeinträchtigen, ja unter Umständen sogar völlig illusorisch machen müßten. Ich meine die Vorstellungen, daß erstens die größere oder geringere Mutterähnlichkeit der Bastarde von dem Gesundheitszustande der Larven abhängt, zweitens das ebenfalls von Doncaster vorausgesetzte Vorkommen einer selektiven Sterblichkeit.

Da die meisten *Sphaerechinus*-Charaktere positiver Natur, diejenigen von *Strongylocentrotus* negativer Natur sind, mit einziger Ausnahme der analen Scheitelbalkenlänge und der Keule, so bedarf ein bastardbefruchtetes Ei nach Doncaster zur Ausbildung der *Sphaerechinus*-Merkmale einer größeren Lebensenergie. Somit müßte der Vergleich ungleich

gesunder Zuchten zu Fehlschlüssen führen, indem eine kränkliche Larve als väterlich gebucht wird, obwohl sie vielleicht die Anlagen für mütterliche Merkmale besaß, sie aber infolge frühzeitigen Aussetzens der Entwicklungsfähigkeit oder genauer der Fähigkeit, weiteres Skelettmaterial hervorzubringen, nicht ausbilden konnte. Die eingehende Betrachtung der Tabellen Doncasters zeigte aber bereits, daß künstlich geschwächte Gameten keineswegs stets *Strongylocentrotus*-ähnlichere Nachkommenschaft ergeben als nicht geschwächte Geschwister-Gameten: in einer beträchtlichen Anzahl von Fällen wurden in seinen Zuchten durch Schädigung der Gameten umgekehrt gerade einzelne mütterliche Charaktere verstärkt.

Sowohl Doncasters eigene Untersuchungen als auch besonders die dritte und neunte Studie Herbsts lehren auf das deutlichste, daß es möglich sein muß, die in Rede stehende Fehlerquelle zu vermeiden. So schreibt Doncaster selbst in der Zusammenfassung: „a . . difference is found between larvae obtained from fresh eggs and from eggs which have undergone treatment which reduces their vitality, but this probably arises from the decreased vigour of the larvae in the second case, and there is no ground for supposing that there is an alteration of dominance accompanying the diminished vitality“. Zu genau demselben Ergebnis kam Herbst, welcher andere Mittel zur Schädigung der Gameten anwandte als Doncaster. Immerhin zeigte es sich in Doncasters Versuchen, daß man bei sehr verschiedenen gesunden Geschwisterlarven gelegentlich beträchtliche Unterschiede in dem Grade der Mutterähnlichkeit finden kann. Ganz erheblich weniger variierten die gleichelterigen Mittelwerte infolge Schädigung einzelner Gameten bei Herbst<sup>1)</sup>, ja sie stimmten sogar vorbildlich gut überein:

<sup>1)</sup> Die Versuche der dritten Studie Herbsts wurden neuerdings von G. und P. Hertwig einer Kritik unterzogen. Es gelang diesen Autoren, die Spermatozoen von *Strongylocentrotus* und *Sphaeroclinus* durch 2—6stündige Behandlung mit Methylenblau derartig zu schädigen, daß die entstehenden Keime sich pathologisch entwickelten. Bei 18stündiger Behandlung des Spermas dagegen entwickelten sich die meisten Keime normal. Da die meisten Spermatozoen nach 18<sup>h</sup> tot waren, so lag der Gedanke nahe, es hätten allein die „methylenblaufesten“ Spermien überlebt und die Befruchtung vollzogen, so daß in den sich entwickelnden Zygoten das väterliche Chromatin gar nicht geschädigt sei. So nehmen die beiden Autoren auch in Herbsts Versuchen gleiche Verhältnisse an und bezeichnen es als „im höchsten Grade zweifelhaft, ob in diesen Experimenten von Herbst wirklich die Kernsubstanz der wenigen überlebenden Samenfäden, worauf es doch allein ankommt (von mir gesperrt), geschädigt ist, ob nicht vielmehr auch hier eine Selektion der besser geschützten Spermatozoen im Spiele ist“. — Herbst



die größte beobachtete Differenz war + 3 auf 50, fällt also durchaus in den Bereich des wahrscheinlichen Fehlers. Ich selbst werde im folgenden ähnliche derartige Übereinstimmungen mitzuteilen haben, die besonders beim Anblick der ausführlichen Tabellen mit den genauen Aufzählungen aller Ansätze zur Gitterbildung oft wirklich ganz auffallend groß sind, und das auch in Fällen, wo der Gesundheitszustand der Vergleichszuchten durchaus nicht gleich gut, sondern vielmehr sehr verschieden war. Vielleicht stimmen Doncasters Zahlen deshalb weit weniger gut zusammen, weil er offenbar (es geht das aus seinen Angaben über die Längen der Analarme hervor) gelegentlich auch Larven untersuchte, die entweder nicht ausgewachsen (vergl. S. 17), d. h. auf früher Entwicklungsstufe stehen geblieben waren, oder ihre Analarme infolge des Nahrungsmangels nachträglich wieder abgeschmolzen hatten. Diese können natürlich nur ganz wenige Brücken haben, auch wenn sie potentiell viel höhere Brückenwerte darstellten. So könnten sie entweder die Anlagen zu zahlreichen Brücken besessen haben, ohne diese aber ausbilden zu können, weil der schlechte Gesundheitszustand, insbesondere die geringe Energie in der Erzeugung von Skelettmaterial

selbst kommt nun in der neunten Studie, wo Spermatozoen mit Ammoniak und Thymol behandelt wurden, wobei ebenso wenig wie bei Vorbehandlung mit Süßwasser oder Natronlauge die Vererbungsrichtung sich verschob, zu folgendem Ergebnis (S. 22): „Die Schädigung der Keimzellen kann zwar die Entstehung von kränklichen Nachkommen zur Folge haben, aber die größere oder geringere Ähnlichkeit mit einem der beiden Eltern wird dadurch nicht bestimmt. Man kann diesem Satze noch hinzufügen, daß nur dann ein schädigender Einfluß die Vererbungsrichtung würde verschieben können, wenn durch ihn der Kernapparat des Eies oder des Samenfadens so angegriffen würde, daß er sich nicht in der normalen Art und Weise an der Furchungsteilung würde beteiligen können.“ Demnach ist Herbst selber der Ansicht, daß in den Keimen, die in seinen Versuchen registriert wurden, das väterliche Chromatin nicht geschädigt war. Denn er hat offenbar die wenigen, vielleicht aufgetretenen pathologischen Larven ebenso wenig berücksichtigt wie ich. Daß trotzdem die Spermatozoen, welche erfolgreiche Befruchtungen vollzogen, z. B. in ihrer Bewegungsintensität geschädigt waren, geht aus dem Wortlaute der Herbstschen Studien III und IX zur Genüge hervor. Es kam eben in den Versuchen nicht allein darauf an, ob das Chromatin der Spermatozoen derart geschädigt war, daß alle Larven pathologisch werden mußten (pathologische Larven sind ja zur Bestimmung der Vererbungsrichtung unnütz), sondern es sollte die Frage entschieden werden, ob eine Schädigung der Spermatozoen ihre Fähigkeit, die Artmerkmale zu übertragen, vermindere oder nicht vermindere. Zur Entscheidung dieser Frage waren Schädigungen von so großer Stärke, daß das väterliche Chromatin sich nicht in normaler Weise an den Kernteilungsvorgängen beteiligen kann, wie gesagt, wertlos; vielmehr mußten geringere Schädigungen angewendet werden, welche die Erzeugung normaler Larven gewährleisteten.



schon frühzeitig dem Wachstum der Analarme ein Ziel setzte: oder sie könnten tatsächlich mehr Brücken ausgebildet haben, als bei der Messung vorgefunden wurden, indem ein Teil der distaler gelegenen Brücken bei der nachträglichen Einschmelzung verloren ging. Will man daher aus den Brückenanzahlen Rückschlüsse auf die Vererbungsrichtung der Larven ziehen, so darf man nur solche Larven berücksichtigen, die erstens gleich gesund, zweitens gleich ausgewachsen sind.

Ich selbst verfuhr aus diesem Grunde stets in folgender Weise: Alle Larven, die kürzere Analarme hatten als 8 Teilstriche, wurden überhaupt nicht untersucht, vielmehr einfach ausgelassen. Ferner wurden die Analarm-längen bei allen berücksichtigten Larven gemessen und ihr arithmetisches Mittel mit in die Tabellen aufgenommen, so daß beim Vergleich verschiedener Zuchten die Länge der Analarme beim Vergleich der Brückenanzahlen mit berücksichtigt werden kann. Ferner ließ ich auch alle stark pathologisch verbildeten Larven aus, die die Feststellung irgend eines der zu untersuchenden Merkmale nicht gestatteten. Fehlte also z. B. einer Larve der Oralstab, so daß man nicht wissen konnte, ob sie einen oralen Scheitelstab hätte anlegen können oder nicht, wenn sie nämlich den Oralstab besessen hätte, so wurde die Larve nicht gemessen. Ebenso ließ ich Larven mit rudimentären Scheitelstäben aus usw. Die Zahl der unregistrierbaren Larven ( $x$ ), die bei der Durchsicht von  $x + 50$  Larven beobachtet wurden, d. h. nachdem 50 registrierbare Larven aufgefunden worden waren, merkte ich stets in den ausführlichen Tabellen an.

So bin ich in der Lage, in den wenigen Fällen, wo die Larven von Vergleichszuchten tatsächlich verschieden gesund waren, den etwa entstandenen Fehler ungefähr abschätzen zu können: wie schon oben gesagt, stimmten hier die Mittelwerte aber stets überein, soweit das Gametenmaterial nur vom gleichen Elterpaar und der gleichen Gonadenregion stammte und bei gleicher Temperatur aufgezogen worden war. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber waren meine Bastardlarven sämtlich gesund, gelegentlich sogar gesünder als parallel geführte Zuchten aus artgleicher Befruchtung. So kann ich, ebenso wie Herbst, in den Schwankungen der Vitalität der Larven, da sie, wenn sie überhaupt vorkamen, den Typus der Larven nicht veränderten, keine Beeinträchtigung der Genauigkeit meiner Mittelwerte erblicken.

Ähnlich steht es mit dem zweiten Punkt, der ebenfalls von Doncaster angegebenen selektiven Sterblichkeit der Larven. Wenn

er Platei derselben Zucht nach 8- und 12tägiger Entwicklung miteinander verglich, so fand er in den wärmeren Monaten keine wesentliche Veränderung, in der kälteren Jahreszeit aber in 9 von 13 Fällen (2 weitere, Nr. 56, 120, lassen sich nicht beurteilen, da die Prozentzahlen zusammen nicht 100 ergeben) am 12ten Tage ein Absinken der Anzahl von Analarmstützen, d. i. eine Annäherung an den väterlichen Typus. Deshalb nimmt er an, vom 8. bis 12. Tage seien relativ mehr matrokline als patrokline Larven gestorben. Dagegen sollen in den ersten 8 Tagen die patroklinen Larven relativ häufiger sterben, was offenbar aus einer weit geringeren Anzahl von Versuchen geschlossen wurde. — Es scheint mir nicht, als ob die Doncastersche Annahme durch die genannte Verschiebung der Prozentzahlen vom 8. und 12. Tage bewiesen sei. Denn es gibt andere Erklärungsmöglichkeiten, und die seinige hat Doncaster nicht durch getrennte Betrachtung der abgestorbenen und der überlebenden Larven geprüft, wie es leicht möglich gewesen wäre. Ich selbst legte eine Reihe von Zuchten so an, daß mir der etwaige Einfluß selektiver Sterblichkeit nicht hätte entgehen können: Ich setzte mehrmals eine etwas zu große Anzahl von Blastulen in ein Gefäß und isolierte dann täglich die etwa auf den Boden der Schale gesunkenen Larven. Bei der vergleichenden Untersuchung dieser schwächlichen, an verschiedenen Tagen abgesunkenen, wie auch der bis zuletzt frei im Gefäß schwimmenden gesündesten Larven konnte ich niemals andere Längenunterschiede der Analstäbe finden, als solche, die sich auf verschieden weit vorgeschrittenes Wachstum zurückführen lassen. Freilich ist die Anzahl der hier in Betracht kommenden Versuche nur gering (3), denn die Sterblichkeit war in der großen Mehrzahl meiner Versuche gleich Null. Die beigegegebene Tabelle (S. 52, 53) bestätigt das Gesagte im Falle der drei Versuche, die mit Zuchten von ziemlich bedeutender Sterblichkeit ausgeführt werden konnten.

Da also die Sterblichkeit in den wenigen Fällen, wo sie überhaupt eine merkliche Rolle spielte, nicht selektiv war, im übrigen aber Sterblichkeit nur selten beobachtet wurde, so können meine Versuche durch diese Fehlerquelle unmöglich getrübt worden sein.

Um das Vorkommen einer selektiven Sterblichkeit bei meinem Objekte freilich überhaupt auszuschließen, ist mein Material nicht umfangreich genug. Für bewiesen kann ich sie aber auch durch Doncasters Versuche nicht halten. Denn positiv beweisende Beobachtungen liegen nicht vor, und die angeführten statistischen Tatsachen lassen andere

		Längen der		Anzahl der Hälften mit				
		asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw	
I <sub>1</sub> W. 14. IV. befruchtet (22° C)								
Je 100 zu Boden	{	19. IV.	11,6	15,3	4	66	27	3
gesunkene Larven,		21. IV.	11,6	16,3	6	60	33	1
fixiert am		24. IV.	11,6	17,5	3	68	27	2
100 Larven von der								
Oberfläche am . .		27. IV.	11,5	17,9	5	62	30	3
11. II. befruchtet (22° C)								
Je 50 Larven vom {	{	15. III.	10,9	12,6	30	55	14	1
Boden am		19. III.	10,8	13,0	24	66	10	—
50 von oben . . .		23. III.	10,9	14,1	37	46	16	1
18. III. befruchtet (22° C)								
Je 50 Larven vom {	{	22. III.	11,4	13,8	8	63	27	2
Boden, fixiert am		26. III.	11,6	14,2	4	64	32	—
		30. III.	11,5	14,4	2	73	24	1

Deutungen zu. So könnte sich die Abnahme der Anzahl der Analarmstützen vom 8.—12. Tage in Doncasters Zuchten durch partielles Einschmelzen einzelner Stäbe erklären, zweitens auch durch völliges Verschmelzen mehrerer Stäbe, Vorgänge, die z. B. auch von Herbst als durchaus möglich angenommen werden. Für die erste Möglichkeit spricht es, daß Doncaster die Brückenanzahl niemals nennenswert verändert fand; und die gelegentliche Zunahme der Anzahl oraler Scheitelstäbe erklärt Doncaster selbst nicht etwa durch selektive Sterblichkeit zugunsten der mütterlichen Larven, sondern durch nachträgliches Wachstum neuer Stäbe nach dem achten Tage.

Abschließend läßt sich sagen, daß alle genannten biologischen Einwände entweder bei meinem Objekte nicht stichhaltig sind, oder aber daß Fehlerquellen, wo solche wirklich vorhanden waren, in ihrem Einfluß durch geeignete Versuchsanordnung leicht gewürdigt und ausgeschaltet werden konnten.

Ich gehe nun zu den Mängeln über, die aus der statistischen Betrachtungsweise folgen. Solange man nicht sämtliche Individuen einer Zucht, deren Variationskurve man zu kennen wünscht, einzeln untersucht hat, ist naturgemäß ihr Mittelwert mit einem Fehler behaftet, dessen Größe erstens von der Anzahl der untersuchten Vari-

Anzahl der Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma M$	orsch'	Davon endweise gespalten
$\gamma$	$\varphi$	Br							
7	45	8	46	0,07	0,80	0,14	1,01	11	—
8	44	12	49	0,09	0,88	0,23	1,20	12	3
8	42	6	50	0,08	0,76	0,10	0,94	19	9
5	40	10	48	0,05	0,70	0,19	0,94	20	11
14	20	17	59	0,20	0,33	0,42	0,95	4	—
20	14	12	62	0,23	0,20	0,27	0,70	10	—
21	10	8	68	0,26	0,24	0,021	0,71	17	—
20	29	7	—	0,32	0,47	0,09	0,88	16	—
22	22	14	—	0,39	0,31	0,27	0,97	20	—
16	14	12	—	0,30	0,36	0,21	0,87	17	—

anten, zweitens von dem Grade der Variabilität abhängt. Je mehr Individuen untersucht werden, um so größer pflegt die Variationsbreite zu werden, während das Maß der Variabilität, die Standardabweichung, in nur geringem Maße zunimmt. Der sog. „mittlere Fehler des Mittelwertes“ einer Variationsreihe ist nun die Standardabweichung, dividiert durch die Quadratwurzel der Anzahl der untersuchten Individuen. Je geringer also die Variabilität, und je größer die Anzahl der untersuchten Individuen ist, um so kleiner wird der mittlere Fehler. Im allgemeinen genügte es für meine Zwecke, 50 Plutei, d. h. 100 Skelethälften zu untersuchen: nur in besonders wichtigen Fällen ging ich bis zu 200 Plutei oder noch höher hinauf.

Selbstverständlich kann man überhaupt nur dann daran denken, die Genauigkeit eines solchen Mittelwertes von 100 Einzelbeobachtungen zu berechnen, wenn eine rein zufallsmäßige Auswahl der 50 registrierten Plutei aus der Menge der überhaupt vorhandenen sichergestellt ist, wenn also keinerlei bewußte oder unbewußte Bevorzugung irgend einer Sorte von Skelethälften, so etwa der größten, der am bequemsten liegenden usw., stattfindet. Deshalb verfuhr ich stets in folgender Weise. Gewöhnlich wurden sämtliche Plutei gleichzeitig durch Eintropfen einiger Tropfen Formols in die Zuchtchale getötet, und wenn sie alle abgesunken waren, durch Schwenken der Schale auf einen kleinen

Bezirk zusammengeschwemmt, der dann mit der Pipette in das Fixierröhrchen übertragen wurde. Es gingen hierbei niemals einzelne Larven verloren. Sollten aber einige Larven weiterleben, so pipettierte ich die zu fixierenden makroskopisch aus der Zuchtschale heraus, nachdem ihr Inhalt möglichst gründlich durcheinander gewirbelt war, und bemühte mich dabei, keine Region der Schale zu bevorzugen. Die herausgefisheten Larven kamen auch hier in ein Fixierröhrchen. Den Inhalt dieser Röhrchen wirbelte ich ebenfalls vor der Entnahme von Pluteen zur Herstellung des Präparates gründlich durcheinander. Im Präparate waren demnach rein zufällig ausgewählte Larven beieinander, und auch ihre Lagerung im Präparat war rein zufällig. So kam es also nur noch darauf an, die Plutei streng in der Reihenfolge zu untersuchen, wie sie bei planmäßigem Verschieben des Präparates ins Gesichtsfeld kamen, was solange fortgesetzt wurde, bis 50 gebucht waren. Die einzige Abweichung von dieser sicherlich rein zufälligen Auswahl der Meßplutei, welche ich mir gestattete, war das Überspringen von Larven mit Analarmstützen von weniger als 8 Teilstrichen Länge oder sonstiger derart pathologischer Larven, daß sie die Bestimmung eines Merkmales nicht gestatteten (vergl. S. 50). Doch wurde die Anzahl dieser ausgelassenen Larven jedesmal angemerkt. Auf diese Weise ist der Vorforderung einer rein zufälligen Auswahl der zu untersuchenden Objekte Genüge geleistet.

Die untersuchten Merkmale lassen sich nun, nach der Art ihrer Variabilität, in zwei Gruppen einteilen. Die Längenmaße einzelner Skelettelemente zeigen eine fluktuierende Variabilität; die Anzahlen von Skelethälften auf 100, d. h. die Prozentzahlen von Skelethälften, die durch das Vorhandensein oder Fehlen eines Merkmales ausgezeichnet sind, haben eine alternative Variabilität. An erster Stelle betrachte ich die Längenmaße einzelner Skelettelemente.

Für die analen Scheitelbalken fand ich z. B. im Versuch vom 20. XI. folgende Mittelwerte: In Zucht I<sub>1</sub> 9,8, in I<sub>2</sub> 9,5, in II<sub>1</sub> 9,5, in II<sub>2</sub> 10,6 Teilstriche. Ein Teilstrich bedeutet dabei 16,5  $\mu$ . Berechtigen diese Zahlen, eine Verschiedenheit zwischen I<sub>1</sub> und II<sub>2</sub> oder gar zwischen I<sub>1</sub> und I<sub>2</sub> anzunehmen, oder liegen die Differenzen innerhalb der Fehlergrenze? — Die Variabilität der Längenmaße ist fluktuierend: die einzelnen Varianten, in Klassen angeordnet (eine Klasse entsprach einem Teilstrich des Okularmikrometers; alle Längen von 9,5 bis 10,5 wurden in Klasse 10, alle Längen von 10,5 bis 11,5 in

Klasse 11 zusammengefaßt usw.), weisen stets annähernd binomiale Verteilung auf.

Für derartige Reihenvarianten gelten nach Johannsen (1913, S. 46, 91) folgende Feststellungen: Die Standardabweichung berechnet sich nach der Formel

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum p a^2}{n} - b^2},$$

wenn  $p$  die Anzahl der Individuen in einer Klasse,  $a$  den Abstand dieser Klasse von einem schätzungsweise gewählten Mittelwert  $M'$ ,  $n$  die Anzahl der untersuchten Individuen und  $b$  den Abstand des geschätzten vom genau berechneten Mittelwerte  $M$  bedeutet. Der mittlere Fehler  $m$  ist dann die Standardabweichung, durch die Quadratwurzel aus  $n$  dividiert, d. h.

$$m = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}.$$

Die Bedeutung des mittleren Fehlers  $m$  eines aus  $n$  Messungen bestimmten Mittelwertes  $M$  ist nun folgende: Bei streng binomialer Verteilung der Varianten liegt der wahre Mittelwert (wie er bei Messung sämtlicher Individuen anstatt nur von  $n$  Individuen erhalten worden wäre) innerhalb des Spielraumes  $M \pm 1m$  mit einer Wahrscheinlichkeit von 68,3 : 100. Innerhalb des Intervalles  $M \pm 2m$  liegt er mit einer Wahrscheinlichkeit von 95,5 : 100, innerhalb des Bereiches von  $M \pm 3m$  aber mit einer Wahrscheinlichkeit von 99,7 : 100, d. h. nahezu mit Sicherheit. Man könnte in Johannsens Ausdruckweise 99,7 gegen 0,3 wetten, daß der wahre Mittelwert innerhalb des Bereiches  $M \pm 3m$  liegt.

Die Berechnung der mittleren Fehler für die vier oben genannten Mittelwerte ergab nun folgendes:

Zucht Nr.	$M$ , beobachtet	$m$	$2m$	$3m$
I <sub>1</sub>	9,8	$\pm 0,043$	$\pm 0,09$	$\pm 0,13$
I <sub>2</sub>	9,5	$\pm 0,118$	$\pm 0,24$	$\pm 0,35$
II <sub>1</sub>	9,5	$\pm 0,105$	$\pm 0,21$	$\pm 0,32$
II <sub>2</sub>	10,6	$\pm 0,107$	$\pm 0,21$	$\pm 0,32$



Wäre also die Verteilung streng binomial, so wüßte man mit einer annähernden Sicherheit (Wahrscheinlichkeit 99,7 : 100), daß die wahren Mittelwerte der 4 Zuchten innerhalb folgender Grenzen liegen:

$I_1$	9,67	bis	9,93
$I_2$	9,15	„	9,85
$II_1$	9,18	„	9,82
$II_2$	10,28	„	10,92

Nun ist zwar die Verteilung der Varianten nicht streng, sondern nur angenähert binomial. Trotzdem ist es wohl kaum zu bezweifeln, daß zwischen  $II_2$  einerseits und den übrigen drei Zuchten andererseits ein Unterschied besteht. Ob die drei ersten Zuchten sich unterscheiden, ist unsicher, wenn sie es tun, so sind die Unterschiede unbedeutend. — Ich habe nun die mittleren Fehler nicht jedesmal ausgerechnet, wohl aber stets auf den Grad der Variabilität, welcher sich ja annähernd abschätzen läßt, geachtet und dann in besonderen, sowie den extremsten Fällen die Berechnung vorgenommen. So fand ich als kleinsten mittleren Fehler sämtlicher Zuchten den Wert  $\pm 0,03$  Teilstriche; der größte betrug  $\pm 0,16$ . Setzt man also für die Betrachtung von Mittelwerten analer Scheitelbalken eine Genauigkeitsgrenze von  $\pm 3 \times 0,16$ , d. h. von  $\pm 0,50$  an, so hat man auch im extremsten Falle gewissenhaft genug verfahren.

Alle Mittelwerte analer Scheitelbalkenlängen, welche sich um mehr als eine Einheit (einen Teilstrich zu  $16,5 \mu$ ) unterscheiden, weisen demnach auf wirkliche Verschiedenheiten der verglichenen Zuchten hin.

Die Längen der Analarmstützen variieren in viel stärkerem Maße: erstens infolge weniger synchronen, zweitens nicht selten auch stärkeren Wachstums als bei den Scheitelbalken, drittens in Ausnahmefällen vielleicht auch infolge von Reduktion bei einigen der Larven; denn wenn ich auch in der auf S. 17 angegebenen Weise die Reduktion der Analarmstützen auszuschalten bemüht war, so mag das doch nicht immer vollständig gelungen sein, da man die Reduktion wohl immer erst dann bemerkt, wenn sie stärkere Grade annimmt. Bei den zweiten und dritten Analarmstützen kommt noch hinzu, daß ich ihrer weniger als 100 zu messen pflegte, nämlich nur so viele, als bei 100 Skelethälften vorhanden waren.

Für die längste, immer vorhandene Analarmstütze ( $af_1$ , stets 100 Messungen) lag der mittlere Fehler zwischen  $\pm 0,11$  und  $\pm 0,34$

Teilstriehen. Die Verteilung entspricht in den meisten Fällen gut der Binomialkurve. Man darf also nur solche Mittelwerte von  $af_1$  als verschieden ansehen, die sich um mehr als 2 Einheiten voneinander unterscheiden, außer natürlich in Einzelfällen, wo ausdrücklich ein geringerer mittlerer Fehler angegeben ist.

Für die Längen der weiteren Analarmstützen ( $af_2$ ,  $af_3$  usw.) wie für die Längen der oralen Scheitelbalken gebe ich hier keine mittleren Fehler an, weil ich diese Längenmessungen nicht mitteile. Die mittleren Fehler waren besonders für  $af_2$  und  $af_3$  bei der geringeren Anzahl von Messungen auf 100 Skelethälften ziemlich beträchtlich, so daß diese Längen für sehr unsicher gelten müssen. Ich erwähne das, weil die Längen der  $af_2$  und  $af_3$  in Doncasters Registriermethoden eine erhebliche Rolle spielen.

Ich komme zur zweiten Gruppe von Merkmalen, den Anzahlen von Skelethälften mit einer, mit zwei usw. Analarmstützen, mit Ansätzen zur Gitterbildung, mit oralen Scheitelstäben usw., die auf 100 untersuchte Skelethälften vorgefunden wurden. Diese Anzahlen sind demnach gleichzeitig Prozentzahlen: denn auch wo mehr als 50 Larven untersucht wurden, reduzierte ich die Anzahlen auf 100. Die Variabilität dieser Prozentzahlen ist, im Gegensatz zu der vorigen Merkmalsgruppe (Längen), eine alternative. Die Dinge liegen hier infolge der Einfachheit der arithmetischen Verhältnisse so, daß alle Überlegungen für alle Arten von Prozentzahlen, mögen diese nun Skelethälften mit diesem oder mit jenem Merkmale bedeuten, gemeinsam angestellt werden können. Doch will ich aus Gründen der Darstellung die Genauigkeitsbestimmung für Prozentzahlen von Skelethälften mit 1, 2 oder 3 Analwurzeln erörtern.

Ich nehme beispielsweise an, es seien 2500 *Sphaerechinus*-Eier eines ♀ befruchtet worden (gewöhnlich waren es in meinen Versuchen erheblich weniger), die sich alle zu erwachsenen Pluteis entwickelten, so daß 5000 Skelethälften untersucht werden müssen, um zu den wahren Prozentzahlen zu kommen. Die durchgeführte Untersuchung sämtlicher Larven möge folgendes Ergebnis gehabt haben: 350 Larven (7%) mit einer, 3200 (64%) Larven mit zwei, 1450 (29%) Larven mit drei Analarmstützen.

Wie genau wird nun eine Probe von nur 100 Skelethälften das Verhältnis 7 : 64 : 29 zur Anschauung bringen?

Ist auch hier die rein zufällsmäßige Auswahl der 50 untersuchten Plutei sichergestellt (vergl. S. 53/4), so lassen sich die mittleren Fehler

der gefundenen Prozentzahlen auf dem gleichen Wege berechnen, wie oben bei den Längenmessungen. Nur gilt bei alternativer Vererbung eine andere Formel für die Standardabweichung, nämlich

$$\sigma = \pm \sqrt{p_0^{0/0} \cdot p_1^{0/0}},$$

wenn  $p_0$  z. B. die Anzahl von Skeletthälften mit einer Wurzel auf 100 untersuchte Skeletthälften (in unserem Beispiel 7),  $p_1$  aber 100 um die betreffende Anzahl vermindert (hier also 93), bedeutet. Der

mittlere Fehler  $m$  ist wieder  $\pm \sqrt[n]{\frac{\sigma}{n}} = \pm \sqrt[n]{\frac{p_0 \cdot p_1}{n}}$  (Johannsen 1913,

S. 66). In meinem Beispiel beträgt er für die Hälften mit einer Analarmstütze  $\pm 2,55\%$ , für die zweiwurzeligen Hälften  $\pm 4,8\%$ , für die dreiwurzeligen  $\pm 4,54\%$ . Betrachtet man wiederum die beiden Zahlen  $M \pm 3m$  als die Grenzen, innerhalb welcher der wahre Mittelwert (die wahre Prozentzahl) liegen muß, so muß man darauf gefaßt sein, bei der Untersuchung von 100 Skeletthälften anstatt  $7\%$  einwurzeliger Hälften Zahlen von 0 bis 14, statt  $64\%$  zweiwurzeliger Hälften Zahlen von 50—78%, statt  $29\%$  dreiwurzeliger Hälften Zahlen von 15—43% zu finden. Die Wahrscheinlichkeit aber ist viel größer, daß beispielsweise 7, als daß 0 oder  $14\%$  einwurzeliger Stützen gefunden werden. Um mir nun von dem Grade dieser Wahrscheinlichkeit ein Bild zu machen, hätte ich 50mal je 50 Plutei einer Zucht von 5000 Exemplaren untersuchen können. Doch erschien es einfacher, den Versuch mit bequemer zu handhabenden Objekten auszuführen. So zählte ich, nach Johannsens Beispiel, 5000 Bohnen ab, nämlich  $7\%$  (350 Stück) gesprenkelte,  $64\%$  (3200 Stück) schwarze und  $29\%$  (1450 Stück) weiße, die ich alle in einer Schüssel möglichst vollkommen durchmischte. Aus dem Gemisch wurden nun 50mal je 100 Bohnen, jedesmal natürlich nach Rückgabe der vorher entnommenen 100 und erneutem Mischen, mit einem Schöpfgeräte von passender Größe entnommen: wenn die Zahl nicht genau stimmte, so wurde mit geschlossenen Augen zugelegt oder weggenommen. In jeder Probe wurden die 3 Farben dann auseinandergezählt. So erhielt ich für die gesprenkelten Bohnen Werte von 2 bis 12, für die schwarzen Werte von 54 bis 71, für die weißen Bohnen Werte von 22 bis 43. Wie man sieht, ist selbst unter 50 Proben von je 100 Bohnen von den sechs vorausberechneten ungünstigsten Werte nur ein einziger (43) einmal aufgetreten. Rechnet man nun die Spielräume  $M \pm m$ ,  $M \pm 2m$ ,  $M \pm 3m$  aus, indem man für  $M$  die Zahlen 7, 64, 29 und für  $m$  die oben mitgeteilten theoretischen mittleren Fehler einsetzt, und zählt zusammen, wie oft die Einzel-

bestimmungen bei den Bohnen innerhalb dieser Grenzen lagen, so erhält man folgende Zusammenstellung:

Die beobachteten Prozentzahlen lagen

innerhalb	$M \pm m$	$M \pm 2m$	$M \pm 3m$
Für die 7% gesprenkelter Bohnen (einwurzeliger Analarme) . . . . .	38 mal	50 mal	50 mal
Für die 64% schwarzer Bohnen (zweiwurzeliger Analarme) . . . . .	42 mal	50 mal	50 mal
Für die 29% weißer Bohnen (dreiwurzeliger Analarme) . . . . .	36 mal	46 mal	50 mal

Auf Grund einer einzelnen Zählung von 100 Bohnen resp. Skeletthälften hätte man demnach den wahren Mittelwert mit einer Wahrscheinlichkeit<sup>1)</sup> von 0,72, 0,84 bez. 0,76 im Umkreis von  $\pm 1m$ , mit einer Wahrscheinlichkeit von 1,0, 1,0 bez. 0,92 im Bereich von  $\pm 2m$ , mit völliger Sicherheit im Bereich von  $\pm 3m$ , jedesmal von dem beobachteten Mittel ab gerechnet, suchen dürfen. Es zeigt sich demnach, daß in der Regel  $M \pm 2m$  als mögliche Grenzen für den wahren Mittelwert kaum überschritten werden. Immerhin ist es ratsam, wenn man ganz sicher gehen will, auf  $M \pm 3m$  als Grenzen zurückzugreifen. — Die Zuverlässigkeit des Bohnenversuchs geht übrigens zur Genüge daraus hervor, daß die theoretisch zu erwartende Identität zwischen berechnetem mittlerem Fehler und der Standardabweichung der 50 Einzelbestimmungen für alle drei Bohnensorten gut zum Ausdruck kam ( $2,55 = 2,53$ ,  $4,80 = 4,56$ ,  $4,54 = 5,01$ ).

Die mittleren Fehler, welche bei der prozentualen Betrachtungsweise von nur 100 Skeletthälften auftreten können, sind nach der oben gegebenen Formel leicht zu berechnen. Es gibt deren 50 mögliche, welche zwischen  $\pm 0,99$  (bei dem Prozentverhältnisse 1 : 99) und  $\pm 5,0$  (bei 50% : 50%) liegen. Sie steigen, je mehr sich die Verhältnisse der Gleichheit (50 : 50) nähern, um so langsamer zum Maximalwerte  $\pm 5,0$  an. So beträgt  $m$  für 3 : 97% 1,70, für 7 : 93% 2,55, für 10 : 90% 3,00, für 20 : 80% 4,00, für 30 : 70% 4,58, für 40 : 60% 4,9, für 50 : 50% endlich 5. Damit also eine Differenz von Prozentzahlen beim Vergleich zweier Zuchten auf Grund einmaliger Zählung von je

<sup>1)</sup> Wenn 0,5 gleiche Chancen, 1,0 Gewißheit bedeutet.

50 Plutei völlig sichergestellt sei, muß sie im besten Falle (1 : 99%) größer sein als 6, im schlechtesten Falle (50 : 50%) größer als 30. Im ganzen sind also nach dieser Überlegung (vergl. die Formel für  $m$  auf S. 58, wobei  $n = 100$ ) 50 mittlere Fehler von vornherein möglich. Ich hatte diese, mit 6 multipliziert, in einer kleinen Tabelle beisammenstellen und zog sie beim Vergleich von Prozentzahlen stets zu Rate.

Die in den Tabellen wiedergegebenen Differenzen von Prozentzahlen sind nun z. T. so groß, daß sie mit der einmaligen Zählung von 50 Plutei sichergestellt sind. Wenn aber die Unterschiede innerhalb der oft recht breiten Fehlergrenzen liegen, so bleibt nichts anderes übrig, als weitere 100 Skeletthälften zu untersuchen. In allen wichtigen Fällen habe ich das auch getan, ja gelegentlich sogar 300 bis 400 Skeletthälften betrachtet. Wenn dann die in den einzelnen Proben gefundenen Prozentzahlen gut zueinander stimmen, was erfreulicherweise fast stets der Fall war, so ist die Zahl als sicher anzusehen, da eine Unwahrscheinlichkeit nicht zwei- bis viermal hintereinander auftreten kann.

In vielen Fällen ist es überflüssig, obwohl die Zahlen innerhalb der Fehlergrenzen liegen, von einer Zucht mehr als 100 Plutei zu zählen. Wenn z. B. gleichelterige Eier in 10 verschiedenen Zuchtschalen unter verschiedenen äußeren Bedingungen gehalten werden und alle 10 Zuchten nahezu die gleichen Mittelwerte besitzen, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Gleichheit eine zufällige sei, nur gleich  $1 : 2^{10}$ , also praktisch gleich Null, und so fort.

### C. Die Versuche.

Wie ich schon in der Einleitung andeutete, bieten sich für den Untersucher, dem nur die  $F_1$ -Generation zur Verfügung steht, nur zwei Möglichkeiten, um die Frage nach den Ursachen der Variabilität experimentell und mit einer gewissen Sicherheit zu entscheiden, nämlich erstens planmäßige Veränderung der Milieufaktoren, zweitens getrennte Befruchtung mit verschiedenen Gameten desselben Tieres unter identischen Milieufaktoren. Beide Wege habe ich beschritten und will die Versuchsergebnisse im folgenden mitteilen. Sie sind in einwandfreier Weise nur dann zu erheben, wenn man sich dabei grundsätzlich auf den Vergleich von Geschwisterlarven, d. h. von Nachkommen desselben Elternpaares beschränkt, und dienen somit in erster Linie zur Klärung der Frage nach den Ursachen der gleichelterigen Variabilität. Weniger genau läßt sich die ungleichelterige Variabilität behandeln; immerhin habe ich das in dieser Hinsicht

wichtige Material, nämlich die unter möglichst den gleichen äußeren Bedingungen aufgezogenen Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare, ebenfalls zusammengestellt. Diese Tabellen werden dann unter gewissen Voraussetzungen Rückschlüsse darüber gestatten, ob die Vorgeschichte der Seeigel einen Einfluß auf die Vererbungsrichtung hat, ferner auch, ob ein Saisondimorphismus in Vernons Sinne besteht oder nicht. Aus dem gesamten Befunde wird sich dann endlich auch die ungleicherterige Variabilität auf apagogischem Wege mit einiger Wahrscheinlichkeit ursächlich erklären lassen.

Ich beginne mit der Darstellung der Versuche mit identischem Gametenmaterial bei Verschiedenheit der Milieufaktoren. Hier ist dreierlei auseinander zu halten, nämlich erstens Einwirkungen des Milieus auf die Geschlechtszellen vor der Befruchtung, und zwar entweder noch im elterlichen Organismus, d. h. in der Gonade, oder (zweitens) außerhalb desselben, nach der Ablage, im Seewasser; drittens die Milieueinflüsse des Seewassers, in dem sich die Zygoten zu Larven entwickeln.

An erster Stelle müßten hier Versuche ausgeführt werden, in denen die Eltertiere selbst verschiedenen Milieueinflüssen ausgesetzt werden. Denn sogar die gleicherterige Variabilität könnte teilweise darauf beruhen, daß äußere Faktoren die Eltertiere derartig beeinflussen, daß dabei einige der Geschlechtszellen, aber nicht alle, ihre Vererbungsrichtung veränderten. Analoga liegen in Towers *Leptinotarsa*-Versuchen vor, wo die Geschlechtszellen nur in einer zeitlich begrenzten „sensiblen Periode“ ihrer Entwicklung durch Milieueinflüsse, die auf die Eltertiere einwirken, umstimmbare sind. Im Abschnitt D (I und II 2 c γ) soll die Möglichkeit ähnlicher Verhältnisse beim Seeigel erwogen werden. Mir war es wegen der Beschränktheit meiner Mittel unmöglich, derartige Versuche mit den Seeigeln selbst auszuführen. Ob äußere Milieueinflüsse die Gameten in der Gonade beeinflussen oder nicht, kann ich demnach durch Versuchsergebnisse nicht entscheiden.

Des weiteren kommen also Milieueinflüsse in Betracht, die außerhalb des Eltertieres auf die abgelegten Gameten einwirken, sei es nun vor der Befruchtung auf Eier oder Spermatozoen, sei es nach der Befruchtung auf die Keime während ihrer Entwicklung.

Da es sich demnach nur um Milieueinflüsse des Seewassers handeln kann, in dem die abgelegten Gameten verweilen oder die Zygoten sich entwickeln, so müssen die chemisch-physikalischen Eigenschaften des



Seewassers, d. h. der Gasgehalt, Alkalinitätsgrad, die Salzkonzentration, die Temperatur, die Belichtung hinsichtlich ihres Einflusses auf die Vererbungsrichtung untersucht werden. Der biologische Faktor der Nahrungsmenge, die im Seewasser enthalten ist, spielt in meinen Versuchen deshalb keine Rolle, weil die Larven stets in filtriertem, sterilem Seewasser aufgezogen wurden, also ausschließlich auf die Verarbeitung der im Ei enthaltenen Nährstoffe angewiesen waren (vergl. S. 15)<sup>1)</sup>.

Da nun, wie fast sämtliche Tabellen lehren, die Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare eine sehr verschiedene Vererbungsrichtung zeigen können, indem die „Individualpotenzen“ (vergl. S. 5 ff.) der Eltertiere sehr verschieden sind, so kommen meines Erachtens für exakte Versuche über die Wirksamkeit der genannten äußeren Faktoren nur Vergleichszuchten von Nachkommen je eines und desselben Elterpaares in Betracht. Es dürfen stets nur Eier und Spermatozoen von je einem einzigen ♀ oder ♂ in einem Versuche verwendet werden.

Vergleicht man aber Zuchten verschiedener Abstammung und verschiedener Behandlungsweise miteinander, so wäre der Versuch komplex und könnte infolgedessen nichts beweisen, es sei denn, daß eine sehr große Anzahl von solchen komplexen Versuchen gleichsinnige Resultate ergäbe. — Herbst und Doncaster mischten gelegentlich Gameten verschiedener Individuen miteinander und verteilten die Mischung in die verschiedenen Versuchsbedingungen. Auch dies Verfahren kann zu Fehlschlüssen führen, z. B. bei ungenügender Mischung der Gameten, wie sie sich vor allem bei den Spermien wohl niemals vermeiden lassen wird. Besonders bedenklich wird das Mischungsverfahren, wenn die Befruchtung unter verschiedenen Bedingungen stattfindet, von welchen der Prozentsatz der befruchteten Eier mit abhängig ist. Wohl stets wird der Prozentsatz befruchteter Eier etwa durch Zusatz von Natronlauge, Stehenlassen der Eier und dergl. bei Eiern verschiedener ♀ in verschiedenem Grade verschoben. So erscheinen dann in der einen Zucht

<sup>1)</sup> Das Gesagte trifft außer für meine Versuche in dieser strengen Form nur noch für die von Herbst zu. Doncaster gebrauchte Golfwasser, Vernon Aquariumwasser, das beide Autoren nicht sterilisierten; da aber ihre Larven nicht länger lebten als meine und die gleichen Hungererscheinungen zeigten (Einschmelzen der analen Armstützen usw.), da ferner durch die Züchtungsversuche von Allen, Shearer, de Morgan und Fuchs u. a. allgemein bekannt ist, daß der im Seewasser normalerweise suspendierte Vorrat an organischen Stoffen bei weitem nicht ausreicht, um Echinodermenlarven zu ernähren, so lagen auch bei diesen Autoren die Verhältnisse nahezu ebenso wie bei mir.

relativ mehr Nachkommen des einen ♀ als in einer anderen, der Versuch ist wiederum komplex, Verschiedenheit der Abstammung und der äußeren Bedingungen gehen durcheinander. — Aber auch wenn erst die befruchteten Eier in verschiedene Versuchsbedingungen gebracht werden, muß das Ergebnis eines Mischversuches dann als unsicher angesehen werden, wenn in dem Versuche sich nicht alle befruchteten Eier zu untersuchbaren Larven entwickeln. Gelegentlich beobachtet man nämlich bei den Nachkommen verschiedener Eltern verschieden starke Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse: so waren in meinen Versuchen Fälle wie der folgende nicht ganz selten: die Nachkommen eines ♂a in der Wärme und Kälte sind gleichmäßig gesund, die Nachkommen eines anderen ♂b (mit dem gleichen ♀ wie a) dagegen in der Wärme zwar ebenso gesund, in der Kälte aber zumeist pathologisch und nicht untersuchbar. Hätte man das Sperma dieser beiden ♂'en gemischt zu einem Temperaturversuche verwendet, so wären in der Kälte auf 100 untersuchbare Larven mehr Nachkommen von a und weniger Nachkommen von b gekommen als in der Wärme. Auch in diesem Falle wäre der etwa vorhandene Einfluß der äußeren Faktoren durch die Verschiebung der Zusammensetzung der Larven gefälscht worden.

Ich verzichtete aus den genannten Gründen völlig auf Mischungsversuche. In sämtlichen Versuchen über den Einfluß äußerer Bedingungen lieferte ein ♂ die Eier, ein ♂ das Sperma: die Gameten wurden gründlich durchmischt (warum, vergl. S. 122 und 127) und darauf entweder vor oder nach der Befruchtung zu gleichen Mengen auf die verschiedenen Versuchsbedingungen verteilt. Im folgenden nenne ich demnach einen Versuch stets eine Gesamtheit von Zuchten, welche von ein und demselben Elterpaar abstammend, unter verschiedenen äußeren Bedingungen gehalten wurden. In den Tabellen dieses Abschnittes ist jedesmal ein solcher Satz von Geschwisterzuchten untereinander vergleichbar. Wo mehrere solche Sätze in einer Tabelle vereinigt sind, stehen die vergleichbaren Geschwisterzuchten unter oder neben dem Symbol des Elterpaares ( $I_1$ ,  $I_2$  usw., wo die römische Ziffer wie immer das ♀, die deutsche das ♂ bedeutet) in einer Kolumne oder zwischen horizontalen Strichen. — Außer mit den Bastardlarven müssen in den Fällen noch Vergleichversuche mit den Larven der Elterarten gemacht werden, wo durch den äußeren Faktor die Mittelwerte der Bastardzuchten tatsächlich verschoben werden, wie von Herbst in seiner zweiten Vererbungsstudie ausführlich dargelegt wurde. Wärmebastarde dürfen nur mit Wärmelarven der Elterarten, ebenso Kältelarven der Elterarten nur

mit Kältebastarden verglichen werden, um zu entscheiden, ob eine durch Temperaturabweichungen hervorgerufenen Verschiebung der Bastardmittelwerte tatsächlich auch eine wahre Verschiebung der Vererbungsrichtung ist oder nicht. — Für mich kamen Versuche mit den Elterlarven weniger in Betracht, erstens weil die umfangreichen Erfahrungen der älteren Autoren (Vernon 1895, Herbst 1906) so gut untereinander und mit den meinigen übereinstimmen, daß eine Wiederholung in größerem Maßstabe überflüssig erschien, zweitens aber besonders deshalb, weil in der Regel die äußeren Faktoren die Mittelwerte der Bastardzuchten nicht verschoben, wie jetzt im einzelnen gezeigt werden soll.

Versuche über die Beeinflußbarkeit unbefruchteter Gameten im Seewasser durch äußere Faktoren habe ich nur in geringer Anzahl angestellt: denn sowohl Herbst (III) wie Doncaster (1904) zeigten in ausgedehnten Versuchsreihen, daß durch die verschiedenartigsten Bewirkungen auf die Gameten im Seewasser die Keime zwar verschieden stark geschädigt, nicht aber in ihrer Vererbungsrichtung beeinflusst werden können. Da ich auf diese Verhältnisse schon auf S. 48—50 eingegangen bin, kann ich mich hier kurz fassen und auf Herbst verweisen, der durch seine genaue Analyse der Bastarde unter Berücksichtigung ihres Gesundheitszustandes zu dem Ergebnis kam, daß äußere Faktoren, die auf die abgelegten Geschlechtszellen vor der Befruchtung im Seewasser einwirken, wohl den Gesundheitszustand, nicht aber die Vererbungsrichtung zu verschieben imstande sind.

Somit bezweckt die Mehrzahl meiner Versuche die Feststellung etwaiger Einflüsse der chemisch-physikalischen Eigenschaften des Seewassers auf den Keim während seiner Entwicklung.

Die Versuchsanordnung war demnach gewöhnlich so, daß ich das gut durchmischte Eimaterial eines mit dem ebenso gründlich durchmischten Sperma eines ♂ in indifferenten Bedingungen (mittlere Temperatur, normale Salzkonzentration, kein Zusatz von Natronlauge usw.) befruchtete und eine halbe Stunde später nach mehrmaligem Wasserwechsel die befruchteten Geschwisterkeime zu gleichen Teilen auf die Zuchtschalen mit veränderten Bedingungen verteilte. Gelegentlich setzte ich aber schon die unbefruchteten Geschlechtszellen in veränderte Bedingungen, ohne dadurch andere Zuchtwerte zu erzielen als beim ersten Verfahren; alle derartigen Abweichungen von der normalen Versuchsanordnung sind in den Tabellen ausdrücklich angeführt. Diese letzten Versuche bestätigten stets das Ergebnis von Herbst (S. 48).

Ich variierte in einzelnen Versuchsreihen den Sauerstoffreichtum, die Salzkonzentration, den Grad der Alkalinität und endlich die Temperatur. — Mit verschiedener Beleuchtung stellte ich keine Versuche an. Verschiedene Intensität des diffusen Tageslichtes hat nach Vernon verschwindend geringen Einfluß auf das Längenwachstum von *Strongylocentrotus*-Larven; Bastardlarven sind in dieser Hinsicht nicht untersucht worden. Ich selbst glaubte ebenfalls solche Versuche unterlassen zu dürfen, da stets Vergleichszuchten desselben Versuches unter nahezu identischer Beleuchtung gehalten wurden, da zweitens die ausnahmsweise vorkommenden Helligkeitsunterschiede verschiedener Zuchten verschwindend gering waren, und da endlich ein Einfluß der Helligkeit auf die Vererbungsrichtung von vornherein sehr unwahrscheinlich ist.

#### a) Sauerstoffreichtum des Seewassers.

Für *Strong.* stellte Vernon 1895 vollständige Indifferenz gegen Sauerstoffreichtum fest. Ich selbst machte je drei Versuche mit *Sphaerechinus*, *Strongylocentrotus* und den Bastarden der gleichen Elterntiere (10. III., 2. V., 8. V.). Das Seewasser wurde in einer Kochflasche auf 70° erhitzt, die beim Abbrechen der Erhitzung zum Überlaufen voll war. Sie wurde dann zugestöpselt und sofort nach rascher Abkühlung auf 17° C als Portion III verwandt. Die entsprechende Versuchsschale wurde fast bis zum Rand gefüllt und der Deckel mit Vaseline abgedichtet. Die Schale III ist demnach erheblich sauerstoffärmer als das normale Meerwasser. Als Portion II diente nach der Abkühlung auf 17° 5 Minuten lang schwach durchlüftetes, als Portion I 2 Stunden stark durchlüftetes Seewasser. In einem Versuch (10. III.) kamen die unbefruchteten Eier auf je 2 Stunden in die drei Schalen und wurden dann getrennt befruchtet, in den Versuchen vom 2. V. und 8. V. wurde das in Seewasser II befruchtete Material  $\frac{1}{2}$  Stunde nach der Befruchtung auf die drei Schalen verteilt. Das zu den später vorgenommenen Wasserwechseln gebrauchte Seewasser wurde genau so behandelt wie oben angeführt. Das Ergebnis war in sämtlichen drei Versuchen völlig negativ.

Für den Versuch vom 2. V. habe ich die ausführliche Tabelle auf S. 40 bereits wiedergegeben. Sie zeigt hinsichtlich sämtlicher Merkmale in den 3 Vergleichszuchten (I, II, III) die beste Übereinstimmung. Kein einziger Mittelwert erscheint irgendwie verschoben, da sämtliche Differenzen innerhalb der Fehlergrenzen liegen. Ebenso lagen die Verhältnisse in den beiden anderen Versuchen, wie die abgekürzte Tabelle aller drei Versuche zeigen mag.

Tabelle 1. Variierter Sauerstoff-

	Ver- gleichs- zucht Nr.	Länge der		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
10. III. 1 ♂, 1 ♀ Eier 2 <sup>h</sup> vor Befr. in I, II, III, getrennt befruchtet mit gleichem Sperma	I	9,5	10,7	14	74	12	—
	II	11,1	12,8	10	76	14	—
	III	11,1	12,7	8	74	18	—
2. V. } 17° C 9. V. } 1 ♂, 1 ♀	I	10,6	12,1	27	54	17	2
	II	10,3	12,6	30	53	15	2
	III	10,4	12,0	31	48	20	1
8. V. } 17° C 15. V. } 1 ♂, 1 ♀	I	9,5	10,9	21	64	15	—
	II	9,4	10,8	18	70	12	—
	III	9,7	10,6	24	65	10	1

I = 2 Stunden durchlüftetes Seewasser. II = 5 Minuten

Die einzigen Zahlen, die nicht übereinstimmen, sind die Längenmessungen am 10. III., und es ist auffällig, wie gerade in den sauerstoffarmen Zuchten (II, III) die Scheitelstäbe wie auch die Analstäbe ganz erheblich länger sind als in der stark durchlüfteten Zucht (I).

Auch die reinen Elterlarven verhielten sich in den verschiedenen Wässern I, II, III identisch, nur daß in einem Versuch ebenfalls in III eine Vergleichszucht von *Strongylocentrotus* besonders stark wuchs.

Ich komme demnach zu folgendem Ergebnis:

Die Mittelwerte einer Bastardzucht sind innerhalb des untersuchten Bereiches unabhängig vom Sauerstoffreichtum des Seewassers. Nur die Längenmaße können gelegentlich im sauerstoffarmen Wasser erhöht werden.

#### b) Salzgehalt des Seewassers.

Auch hier liegen bereits von Vernon Versuche mit *Strongylocentrotus* vor: Die Länge der analen Scheitelbalken nahm in 25 cem destillierten Wassers auf einen Liter Seewasser um 7%, in 50 cem destillierten Wassers auf den Liter Seewasser um 15% zu. Erhöhte Konzentration des Seewassers hatte keinen nennenswerten Einfluß. — Doncaster behandelte die Gameten von *Strong.* und *Sphaer.* vor der Befruchtung mit verschieden konzentriertem Seewasser, ohne wirkliche

reichtum des Seewassers.

Anzahl der Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	<i>Sphaerechinus-Plutei</i>
$\gamma$	$\varphi$	Br							
5	10	7	80	0,05	0,11	0,09	0,25	10	—
5	22	9	71	0,05	0,31	0,10	0,46	14	—
8	12	2	81	0,08	0,20	0,01	0,29	11	—
26	16	16	52	0,26	0,22	1,94	2,42	29	4 reine
17	13	12	63	0,19	0,14	1,78	2,11	20	4 " "
18	13	17	55	0,18	0,17	1,85	2,20	27	—
5	9	6	82	0,05	0,11	0,06	0,22	11	—
3	10	8	80	0,03	0,13	0,08	0,24	7	—
7	12	4	79	0,08	0,15	0,04	0,27	10	—

durchlüftetes Seewasser. III = Gar nicht durchlüftetes Seewasser.

Verschiebungen der Vererbungsrichtung zu erzielen, die als unabhängig vom Gesundheitszustande der Larven hätten gelten können (vergl S. 48). Seine Versuche mit Larven, die immer nur auf wenige Stunden in 500 cem Süßwasser auf 500 cem Seewasser verweilten, kommen hier kaum in Betracht, da so plötzliche Milieuveränderungen tiefgreifendster Art naturgemäß stark schädigend wirken müssen, während ich es mit möglichst ungeschädigten, gesunden Larven zu tun haben wollte. Die Ergebnisse der Larvenversuche Doncasters waren denn auch unklar, offenbar deshalb, weil die zu vergleichenden Larvensätze verschieden stark geschädigt waren, so daß die erzielten Werte als komplex bedingte anzusehen sind.

Ich selbst führte 3 Versuche mit je einer *Strongylocentrotus*-, einer *Sphaerechinus*- und einer Bastardzucht aus. Golfwasser wurde durch Eindampfen oder durch Verdünnen mit doppelt destilliertem Seewasser auf verschiedene Dichtigkeiten gebracht, die ich mit einem Aräometer bestimmte. Sämtliche Versuche stammen aus den ersten Tagen des Mai. Das normal behandelte Golfwasser hatte damals das spezifische Gewicht 1,025. In Seewässern vom spezifischen Gewicht 1,018 und 1,030 waren in keinem Falle Plutei zu erzielen.

Im Versuch vom 12. V. standen die Eier vor der Befruchtung 2 Stunden lang in den verschieden stark konzentrierten Wässern, in den beiden anderen Versuchen wurde das in normalem Seewasser be-



Tabelle 2. Variierte Salzkonz.  
Spez. Gewicht = 1,025

	Spez. Gew. des Seew.	Länge der		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af <sub>1</sub>	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
12. V. } 17° C	1,022	11,9	14,5	13	67	17	3
19. V. } 17° C	1,024	12,0	13,4	17	58	24	1
1 ♂, 1 ♀	1,025	11,9	12,8	12	61	26	1
Eier 2 <sup>h</sup> vor Befr. in den	1,026	11,7	11,7	10	62	25	3
versch. Konzentrationen	1,028	11,6	11,4	9	54	35	2
8. V. } 17° C	1,021	9,5	12,8	20	58	22	—
15. V. } 17° C	1,025	9,5	10,9	21	64	15	—
1 ♂, 1 ♀	1,029	9,7	10,4	17	70	13	—
2. V. } 17° C	1,020	10,4	14,1	28	58	13	1
9. V. } 17° C	1,023	10,7	13,8	24	57	19	—
1 ♂, 1 ♀	1,025	10,6	12,1	27	54	17	2
	1,027	10,6	12,0	30	54	12	4
	1,029	10,4	12,0	21	69	10	—

fruchtete Material eine halbe Stunde nach der Befruchtung auf die verschieden stark konzentrierten Zuchtschalen verteilt.

Vorstehende Tabelle faßt die Zuchtwerte für die Bastarde zusammen (auf eine Wiedergabe der Versuche mit den reinen Elterlarven kann ich verzichten: sie ergaben ebenfalls Identität, außer in den Längenmaßen bei *Strongylocentrotus*, ähnlich wie es schon Vernon gefunden hat).

Auch diese Tabelle zeigt deutlich in allen drei Versuchen eine recht genaue Übereinstimmung fast sämtlicher Mittelwerte innerhalb jedes Versuches. Die unter normalen Bedingungen für eine Nachkommenschaft charakteristischen Mittelwerte konnten durch Veränderung der Salzkonzentration des Seewassers bis zu den Grenzen, innerhalb welcher normale Entwicklung überhaupt möglich ist, nicht verschoben werden. Alle Abweichungen von den Mittelwerten der Normalzuchten liegen innerhalb der Fehlergrenzen, außer der einen auffälligen Anzahl 29 der orsch' im dritten Versuch.

Nur für die Längen der Analarme gilt das nicht. Diese waren durchgehend in den Zuchten mit erniedrigter Salzkonzentration erheblich länger als in den normal- oder hochkonzentrierten Zuchten. Die analen Scheitelbalken aber waren stets gleich lang.

## zentration des Seewassers.

= normales Seewasser.

Anzahl der Hälften mit			Gitterlose Hälften	M <sub>γ</sub>	M <sub>ζ</sub>	M Br	Σ M	Anzahl orsch.	<i>Sphaer- echinus- Plutei</i>
γ	ψ	Br							
12	22	21	53	0,12	0,42	0,39	0,93	13	—
9	19	18	61	0,09	0,48	0,37	0,94	17	—
10	22	20	51	0,10	0,47	0,38	0,95	12	—
15	23	20	50	0,16	0,53	0,34	1,03	6	—
17	22	18	51	0,17	0,33	0,34	0,84	4	—
2	11	3	85	0,02	0,14	0,03	0,19	8	—
5	9	6	82	0,05	0,11	0,06	0,22	11	—
0	13	1	88	0,0	0,16	0,01	0,17	10	—
20	20	10	60	0,21	0,24	1,20	1,65	—	1 reiner
18	24	14	58	0,20	0,38	1,64	2,22	—	—
26	16	16	52	0,26	0,22	1,94	2,42	29	4 reine
16	26	18	50	0,18	0,31	2,38	2,87	—	6 "
30	12	14	56	0,39	0,30	1,70	2,39	—	2 "

Abgesehen von unwesentlichen Wachstumsunterschieden, die sich aber bemerkenswerterweise nicht auf die analen Scheitelbalken beziehen — deren Länge ein Merkmal zur Bastardbeurteilung bilden würde — ist die Salzkonzentration des Seewassers ebenfalls nicht imstande, die der Normalzucht eigentümlichen Mittelwerte zu verschieben.

## c) Alkalinität des Seewassers.

Tennent (1910/11) schrieb bei der Bastardierung zweier amerikanischen Seeigelgattungen der OH-Ionenkonzentration des Seewassers einen deutlichen Einfluß auf die Vererbungsrichtung zu. Die Elterarten unterscheiden sich in sehr ähnlicher Weise wie die von mir verwandten Spezies; insbesondere haben die Plutei von *Toropneustes* einfache Analarmstützen wie bei *Strongylocentrotus*, *Hipponoe*-Plutei aber dreikantige Gitterstäbe wie bei *Sphaerechinus*. Die Kreuzung ist in beiden Richtungen möglich und liefert nahezu gleichartige reziproke F<sub>1</sub>-Generationen; dabei überwiegen unter normalen Bedingungen bei Befruchtung und Aufzucht die Merkmale von *Hipponoe*. Während nun Zusatz von NaOH zum Seewasser keinen bemerkenswerten Einfluß hat, macht Säurezusatz die Bastarde *Toropneustes*-ähnlicher. Tennent

macht nun in seinen beiden Arbeiten Angaben über insgesamt 19 Zuchten, von denen drei in normalem Seewasser, drei in stark alkalischem, dreizehn aber in angesäuertem Seewasser bis zur Blastula gehalten wurden. Somit scheint es, als ob Tennent die auf S. 62-63 dieser Arbeit näher begründete Vorsichtsmaßregel, stets nur Geschwisterlarven miteinander zu vergleichen, nicht durchgehend beobachtet habe. Nun besteht aber die Möglichkeit, daß auch die amerikanischen Seeigel ähnlich wie die neapler verschiedene Individualpotenzen haben: in diesem Falle müßten Nachkommen verschiedener Elterpaare auch bei Gleichheit der Aufzuchtbedingungen verschiedene Zuchtwerte liefern. Wenn also Nachkommen verschiedener Elterpaare unter verschiedenen Bedingungen der Aufzucht verglichen werden, so liegen zwei variable Versuchsfaktoren statt nur eines einzigen vor, und die Versuchsergebnisse sind komplexer Natur. Demnach müßte zum mindesten verlangt werden, daß in jeder der Versuchsbedingungen zahlreiche Zuchten angeführt werden. Tennent teilt aber nur die Werte von je drei Zuchten aus normalen und alkalischen Seewässern mit, um sie mit dreizehn Säurezuchten zu vergleichen. Immerhin bleibt die Annahme unwahrscheinlich, daß die 6 nichtsauren Zuchten nur infolge zufälliger Auswahl von Eltertieren mit Individualpotenzen, die nach der Seite von *Hippone* gerichtet sind, *Hippone*-ähnlicher wurden als die dreizehn angesäuerten. So liegt es mir fern, die Richtigkeit der Versuchsergebnisse Tennents für sein Objekt zu bezweifeln.

Ich selbst habe eine größere Anzahl von Versuchen mit variiertem Alkalinitätsgrade angestellt. An erster Stelle war die Entscheidung der Frage unbedingt notwendig, ob die Behandlung der Gameten vor der Befruchtung die Vererbungsrichtung beeinflusse. Denn eines der Mittel, die zur Erhöhung des Prozentsatzes bastardbefruchteter Eier angegeben werden, und zwar das einzige, das ich selbst gelegentlich anwandte, ist die Vorbehandlung der Eier mit Natronlauge. In einigen meiner Versuche, die weiter unten, z. B. bei der Jahresperiodizität besprochen werden, blieben die Eier eine oder zwei Stunden in Seewasser mit 0,75% bis 1,5%  $\frac{n}{10}$  NaOH, und wurden in der gleichen Lösung befruchtet, worauf nach 25' Expositionszeit die Übertragung in reines Seewasser erfolgte. So muß man fragen, ob durch die erhöhte Alkalinität des Seewassers die vererbende Kraft der Gameten verschoben wird oder nicht. Und nur dann, wenn die Eier derselben ? stets gleich vererben, mögen sie nun in normalem oder alkalischem Seewasser befruchtet worden sein,

wird es später möglich sein, normalbefruchtete und alkalisch befruchtete Nachkommenschaften ohne weiteres miteinander zu vergleichen.

Ich teilte daher mehrmals die gut durchmischten Eier eines ♂ in mehrere gleichgroße Portionen; eine von ihnen blieb zwei Stunden vor der Befruchtung in normalem Seewasser, die anderen ebenso lange in verschiedenen stark alkalischen Seewässern, die erst 25' nach der Befruchtung (mit durchaus gleichwertigen Portionen gut durchmischten Spermas von einem und demselben ♂) durch normales Seewasser ersetzt wurden. Die Temperatur war, wie immer, während des Versuches konstant, dazu für alle Vergleichszuchten gleich, indem alle in demselben großen Wasserbehälter standen (vergl. S. 16); auch alle übrigen Bedingungen wurden möglichst gleichgemacht (Wasserwechsel, Dichte der Besetzung in der Zuchtschale, Größe der Zuchtschale usw.). Der Vergleich der Geschwister-Plutei aus verschiedenen Wässern gab stets vollkommene Übereinstimmung, wofür ich zum Beweise fünf Versuche anführe.

Die Tabelle 3 spricht mit genügender Deutlichkeit. In allen fünf Sätzen von vergleichbaren Geschwisterzuchten verschiedener Vorbehandlung mit NaOH, wie sie jedesmal durch horizontale Linien eingeschlossen sind, ist eine vollkommene Übereinstimmung sämtlicher Merkmale zu beobachten. Besonders anschaulich ist der vierfache Versuch vom 3. XII. Hier haben die vier verschiedenen Befruchtungskombinationen erheblich verschiedene Werte ergeben: Das ♂ I hat mehr Ansätze zur Gitterbildung und auch etwas zahlreichere Analarmsstützen hervorgerufen als das ♀ II, vererbt also die *Sphaerechinus*-Merkmale stärker als das ♂ II: das ♂<sub>1</sub> dagegen setzt die *Strongylocentrotus*-Eigenschaften weniger stark durch als das ♂<sub>2</sub>. So entstehen die gewaltigen Unterschiede z. B. der Kolumnen, welche die Mittelwerte  $\Sigma M$ , MBr oder die Prozentsätze der gitterlosen Skeletthälften angeben. Z. B. hat jede Skeletthälfte in I<sub>1</sub> durchschnittlich 4,36 bis 5,52 Ansätze zur Gitterbildung, in I<sub>2</sub> dagegen nur 1,66 bis 2,68 usw. Innerhalb jeder der vier Befruchtungskombinationen aber hat die verschiedene Vorbehandlung keine Differenzen unter den Geschwisterzuchten (zwischen je 2 horizontalen Strichen) hervorgerufen, die außerhalb der Fehlergrenzen lägen; und die geringen, innerhalb der Fehlergrenzen liegenden Differenzen sind niemals in mehreren Versuchen gleichsinnig. Z. B. ist MBr in 0,75% NaOH am größten bei Larven von I<sub>1</sub> und II<sub>2</sub>, bei I<sub>2</sub>-Larven aber am kleinsten, und bei II<sub>1</sub>-Larven kleiner als in 1,5% NaOH und größer als in normalem Seewasser; die gleichen Ungleichsinnigkeiten beobachtet man bei den übrigen Merkmalen.

Tabelle 3. Verschiedene Alkalinität

		Eier 2h vor Befr. in $\frac{0}{10}$ NaOH	Länge der		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af <sub>1</sub>	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
14. X., 21. X. 17° C 1 ♂, 1 ♀		norm. Seew.	9,6	10,0	14	45	38	3
		0,75	9,6	10,2	16	50	31	3
		1,5	9,6	10,8	16	54	28	2
		2,5	9,6	10,1	17	59	24	—
3. XII., 10. XII. 15° C		0	10,7	11,0	10	56	29	4 <sup>1*</sup>
		0,75	10,8	11,5	7	56	32	4 <sup>1</sup>
I <sub>1</sub>		1,5	11,0	9,9	4	56	32	7 <sup>1</sup>
2 ♂♂, 2 ♀♀ übers Kreuz bastardiert	I <sub>2</sub>	0	11,2	11,9	17	54	24	5
		0,75	10,4	9,7	13	60	22	3 <sup>2</sup>
		1,5	11,0	11,1	12	56	30	2 <sup>0</sup>
	II <sub>1</sub>	0	10,2	10,6	11	68	20	1
		0,75	10,3	11,1	19	66	15	—
		1,5	10,5	10,9	14	68	17	1
	II <sub>2</sub>	0	10,7	9,8	22	65	13	—
		0,75	10,8	10,9	31	55	14	—
		1,5	10,3	8,4	29	64	7	—

Die hochgestellten kleinen Zahlen geben, wie auch in allen folgenden

Andere Dosen von NaOH als 0,75 bis 1,5% einer  $\frac{1}{10}$ -Normallösung habe ich, außer am 14. X. (Tabelle 3), niemals bei der Befruchtung gebraucht, und auch andere Autoren wendeten, soweit es mir bekannt ist, niemals stärkere NaOH-Konzentrationen an.

Somit hat die Alkalinität des Seewassers, in dem die Eier vor der Befruchtung liegen und worin die Befruchtung erfolgt, innerhalb der untersuchten und allein in Betracht kommenden Grenzen auf den Ausfall der Vererbung, sowie auf die Gesundheit und Wachstumsintensität der Larven keinen Einfluß. Die Larven werden weder geschädigt, noch wird ihre Vererbungsrichtung verschoben. Für vorbehandelte Spermatozoen kam Herbst (III, S. 287—300) zu dem gleichen Ergebnis.

Es ist also für den Ausfall der Mittelwerte einer Zucht gleichgültig, ob die Eier oder Spermatozoen vor oder während der Befruch-

## vor und bei der Befruchtung.

Anzahl der Hälften mit				Gitterlose Hälften			Σ M	orsch'
γ	φ	Br		Mγ	Mφ	MBr		
18	24	3	62	0,18	0,28	0,03	0,49	5
19	34	4	67	0,19	0,49	0,04	0,72	5
19	15	5	70	0,19	0,24	0,05	0,48	10
24	18	1	64	0,24	0,26	0,01	0,51	7
41	36	73	9	0,56	0,70	3,85	5,11	17
37	42	78	3	0,47	0,88	4,17	5,52	9
39	21	74	13	0,49	0,35	3,52	4,36	14
13	20	56	33	0,16	0,30	1,67	2,13	10
14	18	54	30	0,14	0,22	1,30	1,66	13
22	31	66	23	0,27	0,50	1,91	2,68	12
25	16	69	16	0,27	0,20	1,83	2,30	11
28	12	63	24	0,30	0,15	1,94	2,39	19
40	19	72	12	0,50	0,23	2,02	2,75	14
19	6	22	62	0,19	0,07	0,32	0,58	13
30	4	34	52	0,34	0,05	0,68	1,07	21
24	4	25	55	0,27	0,04	0,40	0,71	19

Tabellen, die Anzahl der Hälften mit fünf Analwurzeln an (vgl. S. 43 Anm.).

tung in normalem Seewasser oder in erhöht alkalischem Wasser sich befanden. Im besonderen folgt hieraus, daß wir bei dem Vergleich von Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare keine Rücksicht darauf zu nehmen brauchen, ob künstliche Mittel (NaOH) zur Erhöhung des Prozentsatzes befruchteter Eier angewendet wurden oder nicht. Dieser Satz wird bei dem Vergleich der Zuchten zur Feststellung einer Jahresperiodizität berücksichtigt werden müssen.

Wichtiger sind die folgenden Versuche, in welchen die ganze Larvenentwicklung in Wasser von veränderter Alkalinität ablief. Wenn nämlich die Jahresperiodizität des Vererbungsmodus (vergl. S. 45), wie Tennent es für mein Objekt vermutet, wirklich auf jahresperiodische Schwankungen des OH-Ionengehaltes im Seewasser zurückführbar ist, so daß der Untersucher auch mit seinem zu verschiedener Jahreszeit aus dem Meere geschöpften Wasser unbewußt Experimente nach dem Muster Tennents macht, so muß auch in den



Tabelle 4a. Verschiedene OH-Ionenkonzentrationen (nach  
stula oder während der  
Befr. 6. XII., fix. 12. XII.,

		Länge der		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af <sub>1</sub>	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
I <sub>1</sub>	normal	10,5	10,9	28	66	6	—
	sauer Bl.	10,8	11,5	23	62	1	—
	sauer	10,7	11,5	35	59	6	—
I <sub>2</sub>	normal	10,3	12,5	61	37	2	—
	sauer Bl.	10,0	12,3	60	39	1	—
	sauer	10,1	12,1	59	39	2	—
	alkalisch Bl.	9,9	12,4	61	38	1	—
	alkalisch	10,0	12,6	62	37	1	—
II <sub>1</sub>	normal	10,3	12,3	38	54	8	—
	sauer Bl.	10,2	12,6	41	53	6	—
	sauer	10,2	12,6	35	60	5	—
	alkalisch Bl.	9,7	12,6	41	57	2	—
	alkalisch	10,2	12,7	48	45	7	—
II <sub>2</sub>	normal	9,9	14,2	70	30	—	—
	sauer Bl.	9,9	14,5	78	22	—	—
	sauer	9,7	14,8	75	25	—	—
	alkalisch Bl.	9,6	14,3	78	21	1	—
	alkalisch	9,6	14,0	74	26	—	—

ad hoc angestellten Versuchen mit Geschwisterlarven eines Elternpaares ein positives Ergebnis naturgemäß dann am sichersten zu erwarten sein, wenn die ganze Entwicklung in dem abgeänderten Seewasser vor sich geht, nicht aber bis zur Blastula in stark alkalischem, weiterhin dagegen, mittels eines plötzlichen Sprunges, in normalem Seewasser, wie in Tennents Versuchen. Tennent selbst erzielte freilich schon dann positive Befunde, wenn er die Keime nur bis zur Blastula im Wasser von veränderter Alkalinität ließ.

Zuerst darf ich darauf hinweisen, daß jahresperiodische Schwankungen des Alkalinitätsgrades im Seewasser von Neapel sehr wahrscheinlich nicht bestehen. In dem Jahre, wo ich in Neapel arbeitete, färbte sich

Tennents Angaben) während der Entwicklung bis zur Blauganzen Entwicklung.

Temperatur konstant 14° C.

Anzahl der Hälften mit			Gitterlose Hälften	M <sub>γ</sub>	M <sub>φ</sub>	M Br	Σ M	orsch'	
γ	φ	Br							
13	22	8	62	0,13	0,32	0,12	0,57	12	** Die beiden alkalischen Zuchtton gingen durch einen Zufall zu Grunde.
8	28	11	59	0,08	0,46	0,14	0,68	17	
19	23	7	57	0,19	0,38	0,11	0,68	20	
31	10	11	59	0,33	0,18	0,17	0,68	2	—
26	11	15	57	0,27	0,13	0,28	0,68	8	
28	9	12	61	0,28	0,12	0,21	0,61	12	
20	4	11	69	0,20	0,05	0,16	0,41	16	
18	8	10	70	0,19	0,12	0,15	0,46	12	
17	39	5	48	0,19	0,60	0,06	0,85	12	—
30	38	7	41	0,31	0,66	0,09	1,06	9	
21	35	6	48	0,22	0,60	0,07	0,89	16	
32	25	7	46	0,32	0,34	0,08	0,74	11	
24	45	8	39	0,24	0,87	0,10	1,21	9	
30	12	10	33	0,31	0,27	0,15	0,73	6	—
44	16	9	45	0,46	0,21	0,13	0,80	7	
42	19	12	47	0,43	0,33	0,18	0,94	11	
39	25	7	49	0,44	0,40	0,09	0,93	15	
31	15	11	57	0,36	0,17	0,17	0,70	4	

das Seewasser stets<sup>1)</sup> mit Phenolphthalein rot, war also niemals sauer; und gerade in saurem Seewasser hatte Tennent die abweichenden Vererbungsrichtungen beobachtet. Im Mai 1912 genügten 4 Tropfen einer Phenolphthaleinlösung, um 200 cem Seewasser in eben erkennbarer Weise zu röten; im Juli sah ich die erste Spur einer Rotfärbung ebenfalls nach 4 Tropfen derselben Lösung, im November glaubte ich eine Spur von Färbung schon nach Zusatz von drei Tropfen auf 200 cem Seewasser zu bemerken, ebenso im Februar und April. Auf jeden Fall sind also

<sup>1)</sup> Dieselbe Angabe macht Palitzsch (Report on the Danish oceanogr...., S. 252) für Oberflächenwasser: „All the surface samples from the Mediterranean are thus coloured red with phenolphthaleine.“

Schwankungen der OH-Ionenkonzentration, wenn überhaupt vorhanden, von verschwindender Größenordnung. Das nach Tennents Vorschrift hergestellte alkalische Seewasser färbte sich schon mit einem Tropfen der Phenolphthaleinlösung stark rot, und das nach Tennents Angaben angesäuerte Seewasser war überhaupt mit Phenolphthalein nicht zu färben.

Ich gehe jetzt zur Schilderung meiner Versuche über, in denen die Larven ihre ganze Entwicklung oder einen Teil derselben in Seewasser von abgeänderter OH-Ionenkonzentration durchmachten.

Mein erster Versuch verlief in folgender Weise: Genau wie bei Tennent wurde „alkalisches“ Seewasser (1000 ccm Seewasser +  $\frac{50}{18}$  ccm

$\frac{n}{10}$  NaOH) und „saurer“ Seewasser (1000 ccm Seewasser +  $\frac{25}{18}$  ccm  $\frac{n}{10}$  HCl)

hergestellt. Die Eier eines ♂ I und eines anderen ♂ II wurden auf normales, alkalisches und saures Seewasser verteilt und darin nach 2 h mit dem frischen Sperma von 2 ♀♀ (1 und 2) getrennt gekreuzt befruchtet. Auf diese Weise entstanden, wie im vorigen Versuch, 4 Nachkommenschaften I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub>, II<sub>2</sub>, die nun, jede in drei Portionen getrennt, in den drei verschiedenen Wässern sich entwickelten (12 Zuchten). Auf dem Stadium der freischwimmenden Blastulae teilte ich die je vier sauren und alkalischen Zuchten nochmals in je zwei Hälften: die eine (bezeichnet „sauer“, „alkalisch“) verblieb bis zur Fixierung in dem betreffenden abnormen Seewasser, die andere (bezeichnet „sauer Bl.“, „alkalisch Bl.“) kam in normales Seewasser zurück. Der Versuch besteht also aus insgesamt 20 Zuchten: 4 Gruppen von je 5 verschieden behandelten Geschwisterzuchten. Der Vergleich von „I<sub>1</sub> normal, sauer, sauer Bl., alkalisch, alkalisch Bl.“ gibt die etwa vorhandene Verschiebung der Vererbungsrichtung infolge des äußeren Faktors an, ebenso der Vergleich der 5 Zuchten I<sub>2</sub> untereinander usw. Die Zuchtwerte sind in vorstehender Tabelle (4a, S. 74/75) enthalten.

Vergleicht man nun die senkrecht untereinander stehenden je 5 Zahlen einer Nachkommenschaft (I<sub>1</sub> oder I<sub>2</sub> usw.) miteinander, so findet man sie, d. h. in verschiedenem Medium, viel besser übereinstimmend als entsprechende Zahlen der Rubriken I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, d. h. besser als Nachkommenschaften verschiedener Elternpaare bei gleicher Behandlung. Wie im vorigen Versuch liegen alle Differenzen innerhalb der Geschwisterzuchten (entweder 5 Zuchten I<sub>1</sub> oder 5 Zuchten I<sub>2</sub> usw.) innerhalb der Fehlergrenzen, während z. B. I<sub>1</sub> normal und II<sub>2</sub> normal außerhalb der Fehlergrenzen differieren. Das  $\frac{1}{2}$  macht die Prozentzahlen der Anal-

armstützen erheblich patrokliner als das  $\sigma_1$ , während die Ansätze zur Gitterbildung weniger stark in den verschiedenen Nachkommenschaften differieren. Aber innerhalb jeder Nachkommenschaft liegen alle Unterschiede in den Fehlergrenzen, vielleicht mit alleiniger Ausnahme von  $Mq$  alkalisch Bl. in  $II_1$ . Die geringen beobachteten Differenzen sind wiederum nicht gleichsinnig: bald ist der normale, bald der alkalische, bald der Säurewert der höchste; und auch zwischen den dauernd oder nur bis zur Blastula abweichend gehaltenen Zuchten sind die vorkommenden geringen Differenzen nie gleichsinnig.

Noch weit deutlicher spricht der Versuch vom 12. IV. (Tabelle IV b, S. 78, 79), bestehend aus drei verschiedenen Nachkommenschaften  $I_1$ ,  $I_2$ ,  $II_1$ , deren jede, in drei Portionen geteilt, ihre ganze Entwicklung in reinem, saurem und alkalischem Seewasser nach Tennents Rezepte (wie im vorigen Versuch) durchmachte (9 Zuchten).

In diesem Versuche ist in jeder der drei Nachkommenschaften die Übereinstimmung zwischen den je drei Geschwisterzuchten so erstaunlich groß, daß ich seinerzeit glaubte, ich müsse bei der Auswahl der Plutei parteiisch gewesen sein, obwohl ich mich, wie immer, streng an die Reihenfolge der Larven im Präparate gehalten hatte. So versah ich alle Tuben, die das Material enthielten, mit indifferenten Bezeichnungen, so daß ich beim Untersuchen der Larven nicht wußte, was für Zuchten ich vor mir hatte, und untersuchte stets mehrere Versuche gleichzeitig und durcheinander, um jeden Überblick zu verlieren. Trotzdem ergab eine erneute Zählung von je 50 Plutei dieser 9 Zuchten Werte, die ebenso gut übereinstimmten, wie die in die Tabelle 4b aufgenommenen. — Auch dieser Versuch zeigt wieder, wie stark verschieden die Individualpotenzen einzelner Tiere sein können: das  $\varnothing II$  vererbte sämtliche mütterlichen Merkmale in weit schwächerem Grade als das  $\varnothing I$ , das  $\sigma_2$  vererbte die väterlichen Eigenschaften in schwächerem Grade als das  $\sigma_1$ ; alle Differenzen liegen außerhalb der Fehlergrenzen, wenn man etwa  $II_1$  normal mit  $I_2$  normal vergleicht. Um so eindrucksvoller ist die weitgehende Übereinstimmung der verschieden behandelten Geschwisterzuchten in allen drei Nachkommenschaften. Die einzigen erheblicheren Differenzen finden sich in  $I_2$  für 2 afw (40—57) und 3 afw (31—44), doch beträgt der Spielraum, in dem die wahren Mittelwerte liegen müssen, für 2 afw 30, für 3 afw 27, so daß die beobachteten größten Differenzen (17, 13) bequem innerhalb der Fehlergrenzen liegen.

Demnach zeigen 7 Einzelversuche mit insgesamt 32 Zuchten übereinstimmend und deutlich die Unwirksamkeit der OH-Ionenkonzentration.

Tabelle 4b. Verschiedene OH-Ionenkonzentration (nach  
Befr. 12. IV., fix. 17. IV.,

		Länge der		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
I <sub>1</sub>	normal	10,8	11,2	7	61	30	2
	sauer	11,0	12,3	7	58	33	2
	alkalisch	11,3	12,0	6	63	28	3
I <sub>2</sub>	normal	10,8	10,8	1	57	31	8 <sup>s</sup>
	sauer	10,7	11,2	3	40	44	12 <sup>1</sup>
	alkalisch	10,6	11,4	3	48	39	8 <sup>2</sup>
II <sub>1</sub>	normal	10,9	10,1	22	63	15	—
	sauer	10,8	10,0	24	61	15	—
	alkalisch	10,9	10,0	24	62	14	—

Tabelle 4c. Stark abweichende OH-Ionenkonzentration.  
Auf 100 ccm Seewasser kamen jedesmal soviel ccm  $\frac{n}{10}$  NaOH

		Länge der		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
1. V., 7. V.	0	10,4	10,4	41	48	10	1
17° C,	0,5	10,9	10,8	37	52	10	1
1 Paar Tiere	1,0	10,6	10,7	34	50	15	1
	1,5	10,8	9,3	42	42	15	1
	0,5	10,3	12,4	40	46	14	—
	1,0*	10,5	10,7	31	52	15	2
5. V, 12. V.	0	10,6	11,4	26	58	15	1
17° C,	Sn*	10,7	10,4	29	52	19	—
1 Paar Tiere	Sns*	10,4	8,5	28	49	22	1

\* Erklärung dieser Symbole im Text (S. 81).

solange man sich bei meinem Objekt an Tennents Konzentrationen hält. Nun könnte aber hier die optimale Konzentration an einer anderen Stelle liegen als bei *Toropneustes-Hipponoe*. Deshalb ging ich in meinen Versuchen bis zu den Grenzwerten der Konzentration, wo die Larven ihre Entwicklungsfähigkeit einbüßten, und wendete innerhalb dieses Bereiches

Tennents Angaben) während der ganzen Entwicklung.  
Temperatur konstant 22° C.

Anzahl der Hälften mit			Gitter- lose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	orsch'
$\gamma$	$\varphi$	Br						
4	36	6	57	0,04	0,62	0,08	0,74	—
8	32	7	59	0,09	0,64	0,09	0,82	—
4	39	6	57	0,04	0,68	0,09	0,81	—
23	55	29	18	0,25	1,22	0,68	2,15	—
25	42	27	34	0,31	0,77	0,56	1,64	—
20	49	26	33	0,24	1,18	0,52	1,94	—
9	6	3	84	0,10	0,06	0,03	0,19	—
9	8	3	84	0,11	0,08	0,03	0,22	—
8	5	3	87	0,08	0,05	0,03	0,16	—

trationen während der ganzen Entwicklung.  
bzw. HCl, als die zweite Kolumne („ $\times$ “) angibt.

Anzahl der Hälften mit			Gitter- lose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	orsch'
$\gamma$	$\varphi$	Br						
17	21	6	65	0,17	0,25	0,08	0,50	—
21	20	7	56	0,23	0,31	0,10	0,64	—
13	15	7	69	0,13	0,19	0,11	0,43	—
22	22	9	56	0,24	0,31	0,10	0,65	—
23	20	5	62	0,23	0,35	0,09	0,67	—
15	18	10	64	0,15	0,18	0,10	0,43	—
18	7	20	65	0,20	0,07	0,56	0,83	8
22	5	18	62	0,24	0,05	0,39	0,68	7
21	7	17	63	0,25	0,10	0,35	0,70	5

möglichst zahlreiche Zwischenstufen an. Die Resistenz gegen NaOH war sehr groß; noch bei Zusatz von 1,5 cem  $\frac{n}{10}$  NaOH auf 100 cem Seewasser wurden normale Plutei erzielt, in 1,7 cem aber waren sie bereits alle pathologisch. Bei Zusatz von 1 cem HCl auf 100 cem See-



Tabelle 4d. 10 nahe beieinander liegende, wenig abweichende

Befr 24. IV., 29. IV. fix.

Auf 500 ccm Seewasser kamen jedesmal soviel ccm  $\frac{1}{10}$  normaler NaOH-

	Länge der		Anzahl der Hälften mit			
	asch	af	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
0	10,7	12,3	8	45	34	12 <sup>1</sup>
$\frac{12}{18}$ NaOH	10,8	11,7	10	42	34	12 <sup>2</sup>
$\frac{25}{18}$ NaOH	11,0	13,1	5	34	51	7 <sup>3</sup>
$\frac{36}{18}$ NaOH	10,7	13,0	3	45	41	10 <sup>1</sup>
$\frac{45}{18}$ NaOH	10,8	12,6	8	47	38	6 <sup>1</sup>
$\frac{6}{18}$ HCl	10,7	12,7	7	45	30	17 <sup>1</sup>
$\frac{12,5}{18}$ HCl	11,3	13,9	6	35	48	10 <sup>1</sup>
$\frac{18}{18}$ HCl	11,1	14,0	8	39	39	11 <sup>3</sup>
$\frac{24}{18}$ HCl	10,9	13,8	6	30	45	17 <sup>2</sup>
$\frac{36}{18}$ HCl	11,3	13,2	7	43	44	5 <sup>1</sup>

wasser blieben die Eier auf verschiedenen frühen Furchungsstadien (2 bis 32 Zellen) stehen, bekamen z. T. große Kerne und verharrten lange Zeit (24 Stunden) unverändert in diesem Zustande: wurden sie dann in normales Seewasser zurückgebracht, so ging die Entwicklung wieder weiter und führte bei einem Teil der Larven zu gänzlich normalen Pluteen.

Auch im Versuch vom 1. V. (Tabelle 4c, S. 78, 79) herrscht die gleiche Übereinstimmung<sup>1)</sup> zwischen den Geschwisterzuchten wie in den vorigen Versuchen, obwohl hier viel stärker abweichende Konzentrationen gewählt sind als bei Tennent und die Grenzen, bei denen normale Plutei überhaupt noch leben können, bereits erreicht sind. Die Zucht in 1 ccm HCl auf 100 ccm Seewasser war in der oben angegebenen Weise auf frühen Furchungsstadien stehen geblieben und wurde daher nach 24 h in normales Seewasser

<sup>1)</sup> Nur die Länge af in 0,5 HCl liegt außerhalb der Fehlergrenzen (vgl. S. 82).

OH-Ionenkonzentrationen während der ganzen Entwicklung.  
1 Paar Tiere, 22° C.

bezw.  $\frac{1}{10}$  normaler HCl-Lösung, als die erste Kolumne („N“) angibt.

Anzahl der Hälften mit			Gitter- lose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	orsch'
$\gamma$	$\varphi$	Br						
19	20	22	56	0,23	0,37	0,53	1,13	—
10	34	16	46	0,11	0,77	0,27	1,15	—
23	35	19	46	0,26	0,69	0,33	1,28	—
14	40	20	44	0,16	1,04	0,39	1,59	—
12	39	18	46	0,13	0,76	0,34	1,23	—
13	39	15	44	0,13	0,78	0,34	1,25	—
26	37	14	36	0,29	1,06	0,29	1,64	—
13	39	20	43	0,14	0,84	0,50	1,48	—
12	45	19	34	0,13	0,98	0,32	1,43	—
15	23	21	50	0,17	0,38	0,45	1,00	—

zurückgebracht. Trotz der deutlich sichtbaren Kernvergrößerungen in den ruhenden Keimen entwickelten sich doch genügend zahlreiche meßbare Plutei. Am 5. V. wiederholte ich den Versuch mit der besonders merkwürdigen Konzentration 1 cem HCl auf 100 cem Seewasser. Die Eier dieses Pärchens blieben wiederum auf frühen Furchungsstadien stehen und wurden nach 24 Stunden zum Teil in normales Seewasser übertragen (Zucht Sn\*), zum Teil in 0,75 cem HCl auf 100 cem Seewasser, wo ebenfalls noch gesunde Plutei heranwuchsen (Zucht Sns\*), während die Keime, die nach einer zweistündigen Waschung mit normalem Seewasser aufs neue in 1 cem HCl auf 100 zurückkamen, von neuem stehen blieben und nach 3 Tagen zerfielen. Deutlich war in den Zuchten Sn und Sns eine starke Entwicklungsverzögerung zu bemerken. Auch diese drei Vergleichszuchten hatten übereinstimmende Mittelwerte, wie die Tabelle 4c zeigt.

Am 24. IV. endlich machte ich einen Versuch mit 10 verschiedenen Konzentrationen, die weit näher beieinander lagen als im vorigen Versuche. Tennent hatte auf 500 cem Seewasser  $\frac{25}{18}$  cem  $\frac{n}{10}$  NaOH und  $\frac{12,5}{18}$  cem  $\frac{n}{10}$  HCl genommen. Die von mir gewählten Konzentrationen sind von der gleichen Größenordnung und zwar teils kleiner, teils größer als die von Tennent benützten (Tabelle 4d, S. 80/81).

Außer bei den Verschmelzungen (0,37—1,06 M $\phi$ ) liegen hier alle Mittelwerte so nahe beieinander, daß man von einer vollkommenen Übereinstimmung reden kann, da alle Differenzen innerhalb der Fehlergrenzen liegen und innerhalb dieser durch die Regellosigkeit und Ungleichsinnigkeit ihres Auftretens sich als Zufälligkeiten darstellen, wie sie bei der statistischen Betrachtung stets auftreten müssen. Nur die Längenmaße sind bei den sauren Zuchten etwas vergrößert (vgl. ebenso auch die Anmerkung zur Tabelle 4c (S. 80), was zu gewissen Befunden Vernons (1895) für *Strongylocentrotus* stimmt (Kohlensäure, Harnsäure); auch die nicht in die Tabelle aufgenommenen Längenmessungen dieses Versuches (af<sub>2</sub>, af<sub>3</sub> usw.) lehren das gleiche: trotzdem war die Beziehung in anderen Versuchen nicht konstant zu beobachten. — Zieht man aus den sauren Zuchten einerseits, den alkalischen andererseits die Mittelwerte, die also für je 500 Skeletthälften gelten, so spricht sich das Versuchsergebnis vom 24. IV. in folgender Form aus:

Tabelle 4d'.

	alkal.   sauer			alkal.   sauer			alkal.   sauer	
asch	10,80	11,06	Keule II	30,4	36,0	Hälften mit $\gamma$	15,6	15,8
af <sub>1</sub>	12,54	13,52	III	69,6	64,0	" " $\varphi$	33,6	36,6
						" " Br	19,0	17,8
Anzahl 1 afw	6,8	6,8	Gabelung $\alpha$	26,0	22,4			
" 2 afw	42,6	38,4	" $\beta$	48,2	48,2	M $\gamma$	17,8	17,2
" 3 afw	39,6	41,2	" $\gamma$	22,8	28,2	M $\varphi$	72,6	80,8
" 4 afw	9,4	12,0	" Hi	3,0	1,2	MBr	37,2	38,0
" 5 afw	1,6	1,6						
						Gitterlose Hälften	45,0	41,4
						Hälften m. partiell dreikantigen Gitterstäben	5	5
						$\Sigma M$	1,28	1,36

Die Übereinstimmung zwischen sauer und alkalisch gehaltenen Zuchten ist schlagend genug. Wollte man sich freilich an die nackten Zahlen halten und die Fehlergrenze  $= 0$  setzen, wie es die älteren Autoren unausgesprochenenmaßen gelegentlich zu tun pflegten, so könnte man höchstens eine geringe Verschiebung nach der *Sphaerechinus*-Seite hin bei den sauren Zuchten herauslesen, d. h. das Gegenteil von Ten-nents Voraussage. Aber selbst das würde nicht in allen Versuchen gelingen.

Meine Versuche mit den Abkömmlingen von 20 Elterpaaren und insgesamt 69 Einzelzuchten führen demnach übereinstimmend zu dem negativen Ergebnis: Die Vererbungsrichtung der *Strongylocentrotus*  $\times$  *Sphaerechinus* -Bastarde ist unabhängig von der OH-Ionenkonzentration des Seewassers, in dem die Gameten vor der Befruchtung lagen und worin Befruchtung und Entwicklung abliefen. Denn es gelingt niemals, die eine Nachkommenschaft kennzeichnenden Mittelwerte durch beliebig große oder kleine Abänderungen des Gehaltes an OH-Ionen in merklicher Weise zu verschieben.

Wie ich, lange nach Abschluß dieser Versuche, aus der kürzlich erschienenen ausführlichen Arbeit von Shearer, de Morgan und Fuchs (1914) entnehme, erwies sich auch bei den vier verschiedenen Kombinationen von *Echinus*-Bastarden, die in Plymouth untersucht wurden, die Vererbungsweise völlig unabhängig von dem Grade der Alkalinität des Seewassers, obwohl auch hier bis zu den extremen Bedingungen gegangen wurde, in denen die Larven eben noch leben können, ohne pathologisch zu werden. Es handelte sich hier um vollkommen fluktuationsfreie Merkmale, die alternativ vererbt werden (Anwesenheit oder Fehlen des grünen Pigmentes und der hinteren Wimperepauletten), was dieses Resultat durch seine größere Einfachheit noch eindrucksvoller macht als das meinige oder das gleichsinnige Ergebnis der genannten Autoren hinsichtlich der bei ihrem Objekte höchst variablen frühen Skelettmerkmale.

#### d) Temperatur des Seewassers.

Über die Einwirkung der Temperatur auf die Vererbungsrichtung der Bastarde liegen die ausführlichsten Angaben der Autoren vor (Vernon 1898 und Herbst 1906 über die artgleich befruchteten Elterzuchten, Doncaster 1904 und Herbst 1906 über die Bastarde).

Sowohl Herbst wie auch Doncaster fanden Verschiebungen der Mittelwerte von Bastardzuchten durch die Temperatur. In der Kälte waren die Larven *Strongylocentrotus*-ähnlicher, in der Wärme *Sphaerechinus*-ähnlicher. Bei Doncaster wurden Wärme- und Kältezuchten gleichlange Zeit (meistens 8 Tage) nach der Befruchtung fixiert. Da nun die Kältezucht etwa halb so schnell wächst wie die Wärmezucht, so mußten notwendigerweise Längenunterschiede zwischen Wärme- und Kältezuchten auftreten, die nur deshalb nicht sehr bedeutend sind, weil die Wärmezuchten ihr Wachstum meist schon nach 4 bis 5 Tagen einstellen und nach 8 Tagen womöglich schon etwas eingeschmolzene Analarmstützen haben, während die Kältelarven meist bis zum achten Tage fortwachsen. Demnach erscheint gerade der Vergleich der Brückenanzahlen in Doncasters Temperaturversuchen nicht ganz einwandfrei möglich (vergl. S. 49/50). Herbst berücksichtigte die verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit in Wärme und Kälte, so daß der Einwand wegfällt, der gegen Doncasters Versuche zu machen ist. Ferner erhielt er, wie gesagt, an offenbar gleich gesunden Larven, deren Analarme laut persönlicher freundlicher Mitteilung kaum sehr verschieden lang waren, in sämtlichen Versuchen dasselbe Ergebnis wie Doncaster, nämlich Annäherung des Habitus der Zuchten an väterliche Werte in der Kälte, an mütterliche in der Wärme. Diese Abänderung des Habitus ist aber nach Herbst im allgemeinen nicht als Verschiebung der Vererbungsrichtung aufzufassen. Denn auch die artgleich befruchteten reinen Elterzuchten verändern ihren Habitus bei verschiedener Temperatur derart, daß das arithmetische Mittel zwischen *Sphaerechinus*- und *Strongylocentrotus*-Reinzuchten in der Wärme dem *Sphaerechinus*-Typus näher liegt als in der Kälte: Die Wärme erhöht manchmal bei *Strongylocentrotus* wie bei *Sphaerechinus* die Neigung, mehrstäbige Analarme zu bilden, bei *Sphaerechinus* erhöht sie stets die Anzahl der Brücken auf gleich langen Analarmstücken. Wenn somit die Bastarde in der Wärme auf gleich langen Analarmen mehr Brücken und zahlreichere Stützen haben als in der Kälte, so braucht das nicht darauf zu beruhen, daß in der Zygote die *Sphaerechinus*-Komponente in der Wärme gegenüber der *Strongylocentrotus*-Komponente erstarkt: möglicherweise bleibt das Kräfteverhältnis zwischen *Sphaerechinus*- und *Strongylocentrotus*-Komponente in der Wärme wie in der Kälte ganz unverändert. —

Ich selbst habe in meinen zahlreichen Temperaturversuchen das gleiche Verfahren eingeschlagen wie Herbst. Ich berücksichtigte die

Veränderungen der reinen Elterlarven und stellte mit ihnen Versuche an, fixierte Wärmezuchten früher als Kältezuchten und suchte Unterschiede im Gesundheitszustande von Vergleichszuchten möglichst auszuschalten (vergl. S. 50). Ich beginne mit der Schilderung der Temperaturversuche an den Elterarten, um dann zu den Bastardversuchen überzugehen.

**a) *Strongylocentrotus*-Larven bei verschiedener Temperatur.**

Bei *Strongylocentrotus*-Larven wachsen die Scheitelstäbe nach Vernon am stärksten bei 23,7° C; eine noch stärkere Wachstumsbeschleunigung mit dem gleichen Optimum zeigen die Analstäbe. Herbst bestätigt die Angabe für die Scheitelstäbe und betont, daß das Verhältnis der Längen von asch und af nicht wesentlich in der Wärme verschoben wird, besonders nicht nach Werten von 1 : 2 hin. Die Prozentzahlen der zweiwurzeligen Analarmstützen können in der Wärme steigen oder fallen (2 Versuche mit entgegengesetzten Befunden). Es scheint Herbst, als ob die wenigen auf S. 21/22 namhaft gemachten Ansätze zur Gitterbildung sämtlich der Wärmeeinwirkung zuzuschreiben seien.

Meine 19 Versuche führten zu wesentlich denselben Ergebnissen. In 8 Versuchen verteilte ich Geschwisterkeime in drei Temperaturen (K = Kälte, N = Normaltemperatur, W = Wärme), in 11 Versuchen in nur zwei Temperaturen (K, W). Für jede Zucht ist in der Tabelle der niedrigste wie auch der höchste, im Verlauf des Versuches beobachtete Temperaturgrad angegeben. Die Befruchtung fand gewöhnlich bei Zimmertemperatur statt; nach 25', in denen das gleichtemperierte Wasser mehrfach gewechselt wurde, kamen die befruchteten Eier in zwei oder drei gleichtemperierte Zuchtschalen, die dann in die verschiedenen Thermostaten gesetzt wurden. Sie nahmen die dort herrschende Temperatur in 20 bis 30' an. Nur im Versuch vom 10. III. standen die Eier 2<sup>h</sup> vor der Befruchtung in den zwei verschiedenen Temperaturen und wurden dort mit gleichem Sperma getrennt befruchtet.

Die folgende Tabelle gibt die erzielten Zuchtwerte.

Überall ist der Scheitelbalken in der Wärme deutlich länger als in der Kälte, außer z. T. in der ersten Versuchsserie (1. VIII.), wo mit 26 bis 27° C das Vernonsche Optimum für einige Befruchtungskombinationen schon überschritten war. Nur drei Zuchten machen wirkliche Ausnahmen: II<sub>2</sub> vom 1. VIII., I<sub>1</sub> vom 10. III., IV<sub>1</sub> vom 2. V.: doch liegt jedesmal die Längendifferenz innerhalb der Fehlergrenze. Die mittlere



Tabelle 5. *Strongylocentrotus lividus* bei verschiedener Temperatur.

Ver- such Nr.	Länge asch			Länge af			Anzahl mit 2 afw			Anzahl mit orsch'		
	K	N	W	K	N	W	K	N	W	K	N	W
1. VIII. befr.												
Fix. 10. VIII. K = 10–12° C	10,0	11,7	11,3	5,4	12,9	10,9	4	3	—	—	—	—
" 5. VIII. N = 18–19° C	10,4	13,2	12,0	12,0	13,5	13,5	4	1	1	—	—	—
" 4. VIII. W = 26–27° C	9,3	10,5	10,3	10,8	10,1	10,0	—	2	8 <sup>1)</sup>	—	—	—
	11,1	11,0	10,8	10,1	10,8	11,6	1	3	8	—	—	—
16. X. befr.												
Fix. 25. X. K = 10–12° C	11,2	14,5	15,8	12,3	17,4	17,9	—	1	2	—	1	3
" 20. X. N = 16–17° C	12,7	15,2	15,8	13,1	18,4	19,4	—	—	—	—	—	7
" 19. X. W = 22–24° C	9,7	11,3	14,1	10,4	14,3	16,5	2	4	2	5	1	4
	9,1	11,5	13,8	8,3	14,2	16,7	8	4	0	15	1	—
10. III. befr.												
Fix. 20. III. K = 10–12° C	12,5	12,0		16,1	14,8		3	16		—	—	2
" 15. III. W = 23–24° C	12,3	13,8		13,8	15,1		3	9 <sup>1)</sup>		—	—	—
	12,4	15,7		18,8	18,9		2	7		1	—	—
	12,3	16,6		17,7	19,9		4	2		—	—	—
2. V. befr.												
Fix. 9. V. K = 12–13° C	13,6	14,7		15,3	17,3		3	4		—	—	—
" 6. V. W = 24° C	13,0	14,0		15,6	17,4		—	—		—	—	—
	13,5	15,3		15,5	17,4		4	—		—	—	—
	12,7	13,4		16,3	16,9		—	—		—	—	—
	13,9	15,0		16,0	17,2		—	1		—	—	—
	13,4	15,0		14,9	16,8		—	2		—	—	—
	15,0	14,4		15,1	16,8		2	3		—	—	—

<sup>1)</sup> Hier trat eine Skelethälfte mit 3 Analwurzeln auf.

Länge der Scheitelbalken sämtlicher Wärmeszuchten (2700 Skeletthälften) ist 13,43, in der Kälte (1900 Skeletthälften) 12,00 Teilstriche.

Die analen Scheitelbalken verhalten sich ebenso: sie sind bei Temperaturen bis zu 24° C in der Wärme länger als in der Kälte, bei noch höheren Temperaturen ist die Differenz gelegentlich verringert. Ausnahmen kommen 3mal vor (II<sub>1</sub> 1. VIII, 10. III. I<sub>1</sub>, II<sub>1</sub>), die Differenzen liegen aber auch hier sämtlich innerhalb der Fehlergrenze.

Die Anzahl der akzessorischen Analwurzeln war in 19 Versuchen 3mal in beiden Temperaturen identisch, 5mal in der Kälte, 11mal in der Wärme um sehr geringe Beträge erhöht. Außerhalb der Fehlergrenze lag die Differenz nur einmal (10. III, I<sub>1</sub>).

Die Anzahl der oralen Scheitelbalken blieb 16mal unverändert, 1mal war sie in der Kälte deutlich, 2mal in der Wärme innerhalb der Fehlergrenze um geringe Beträge erhöht.

*Strongylocentrotus*-Larven haben in wärmerem Seewasser (bis zu 24° C) längere anale Scheitelstäbe und längere Analarme als Geschwisterlarven in kälterem Seewasser. Das Auftreten von sekundären Analarmstützen und oralen akzessorischen Scheitelbalken ist von der Temperatur vor, während und nach der Befruchtung offenbar unabhängig. Ansätze zur Gitterbildung sind außerordentlich selten, Brücken wurden in meinen Zuchten niemals gesehen. So reicht das von mir gegebene, ebenso aber auch das bisher in der Literatur niedergelegte Material (vergl. S. 21 22, 30) bei weitem nicht aus, um eine eindeutige Abhängigkeit des Auftretens dieser Anomalien von der Temperatur zu behaupten.

#### ♂ *Sphaerechinus* bei verschiedener Temperatur.

Bei *Sphaerechinus*-Larven beobachtete Vernon ein geringfügiges Maximum der Scheitelbalkenlänge bei 15° C: Wärme setzt also die Länge von asch um kleine Werte herab. Dagegen nahm af in der Wärme erheblich zu. Herbst kommt zu dem gleichen Ergebnis: Wärme verkleinert die Proportion asch/af, indem der Zähler unwesentlich kleiner, der Nenner erheblich größer wird. Ferner erhöht nach Herbst die Wärme die Anzahl der Analwurzeln und die Anzahl der Brücken.

Ich selbst machte 16 Versuche mit *Sphaerechinus*. Die Temperaturen und die Versuchsanordnung sind die gleichen wie bei *Strongylocentrotus*. Am 11. II. standen schon die unbefruchteten Eier beider ♀♀

Tabelle 6. *Sphaerococcus granularis* bei verschiedener Temperatur.

	Ver- such Nr.	Länge asch			Länge af			Brücken auf 8'			Brücken des ganzen Analstabes			
		K	N	W	K	N	W	K	N	W	K	N	W	
I. VIII. befr.														
Fix. 12. VIII. K = 10–12°C	I <sub>1</sub>	7,3	7,5	7,2	8,7	15,5	15,0	7,6	8,0	9,4	8,3	18,0	22,3	
" 6. VIII. N = 18–19°C	I <sub>2</sub>	7,1	7,5	7,0	8,8	14,6	13,7	8,0	8,0	9,8	8,8	17,1	21,0	
" 5. VIII. W = 26–27°C	II <sub>1</sub>	—	8,0	7,6	—	15,0	14,0	—	7,9	9,3	—	16,9	19,4	
	II <sub>2</sub>	—	7,9	7,4	—	14,4	13,3	—	8,2	9,6	—	16,5	18,3	
16. X. befr.														
Fix. 27. X. K = 10–11°C	I <sub>1</sub>	7,6	8,2	8,0	9,7	15,6	17,9	7,0	7,6	8,8	9,1	18,2	25,9	
" 22. X. N = 16–17°C	I <sub>2</sub>	7,7	8,0	7,7	11,5	15,6	18,2	7,0	7,8	8,9	11,3	18,1	25,9	
" 21. X. W = 22–24°C	II <sub>1</sub>	7,7	7,9	7,7	10,6	13,3	16,7	8,0	8,0	9,5	11,6	15,9	24,4	
	II <sub>2</sub>	7,3	7,5	7,7	10,8	13,0	17,4	8,4	8,5	9,4	12,1	15,8	24,8	
11. II. befr.														
Fix. 21. II. K = 12–13°C	I <sub>1</sub>	8,1	8,3	8,3	12,8	15,2	15,2	6,0	—	8,1	11,3	18,6	—	
" 15. II. W = 22°C	I <sub>2</sub>	8,1	8,3	8,3	13,0	16,3	16,3	6,1	—	8,1	11,8	20,2	—	
	II <sub>1</sub>	7,8	8,3	8,3	12,3	16,3	16,3	4,7	—	7,4	9,5	20,0	—	
	II <sub>2</sub>	7,7	7,7	7,7	12,1	15,4	15,4	4,8	—	7,6	8,8	18,0	—	
10. V. befr.														
Fix. 17. V. K = 14–15°C	I <sub>1</sub>	8,7	8,3	8,3	14,4	14,9	14,9	7,7	—	8,2	16,3	16,8	—	
" 14. V. W = 22–24°C	I <sub>2</sub>	8,7	7,7	7,7	17,3	12,0	12,0	7,3	—	7,3	18,8	11,4	—	
	II <sub>1</sub>	8,7	8,5	8,5	15,3	16,6	16,6	7,0	—	8,6	17,2	18,1	—	
	II <sub>2</sub>	7,7	8,2	8,2	11,4	15,2	15,2	7,1	—	8,1	11,1	17,9	—	

Ver- such Nr.	K					W (bezw. N + W)					Brücken△		Brücken		Brücken□		Unvollkom- mene Scheitel- stäbe		
	1 afw 2 afw 3 afw		4 afw 5 afw		1 afw 2 afw 3 afw 4 afw 5 afw					K	W	K	W	K	W	K	W		
1. VIII. befr. Temp. vgl. oben; In I <sub>1</sub> u. I <sub>2</sub> N u. W zu Mittelwerten ver- einigt; in II <sub>1</sub> u. II <sub>2</sub> ist N in die Rubrik K eingetragen	I <sub>1</sub>	0	16	84	0	0	0	0	86	11	2 <sup>1)</sup>	96	97	4	3	0	0	5	7
	I <sub>2</sub>	0	3	97	0	0	0	0	95	4	1	98	100	2	0	0	0	12	8
	II <sub>1</sub>	0	0	100	0	0	0	1	61	30	8	100	98	0	0	0	2	46	6
	II <sub>2</sub>	0	0	98	2	0	0	2	70	21	6 <sup>2)</sup>	100	95	0	1	0	4	50	9
16. X. befr. Temp. vgl. oben; N u. W zu Mittel- werten vereinigt	I <sub>1</sub>	0	0	89	11	0	0	0	94	6	0	96	99	0	1	4	0	25	9
	I <sub>2</sub>	0	0	99	1	0	0	0	88	9	3	100	97	0	0	0	3	7	5
	II <sub>1</sub>	0	0	77	21	2	0	0	79	16	4 <sup>3)</sup>	93	94	1	0	6	6	25	24
	II <sub>2</sub>	0	0	89	9	2	0	0	66	24	6 <sup>4)</sup>	95	94	0	0	5	6	27	28
11. II. befr. Temp. vgl. oben	I <sub>1</sub>	0	0	92	8	0	0	0	72	26	2	96	93	0	3	4	4	28	37
	I <sub>2</sub>	0	1	75	24	0	0	0	98	2	0	93	98	0	0	7	2	27	16
	II <sub>1</sub>	0	3	95	2	0	0	2	96	1	1	98	100	2	0	0	0	37	30
	II <sub>2</sub>	0	0	97	3	0	2	15	69	9	5	96	77	0	21 <sup>5)</sup>	4	2	42	33
10. V. befr. Temp. vgl. oben	I <sub>1</sub>	0	1	97	2	0	0	6	89	3	2	99	99	1	1	0	0	22	92
	I <sub>2</sub>	0	0	83	17	0	0	37	63	0	0	97	84	0	16	3	0	22	98
	II <sub>1</sub>	0	0	96	4	0	0	4	91	5	0	98	96	0	2	2	2	48	70
	II <sub>2</sub>	2	6	90	2	0	0	1	92	7	0	98	99	2	0	0	1	20	78

<sup>1)</sup> Eine weitere Hälfte mit 6 Analwurzeln.

<sup>2)</sup> Eine weitere Hälfte mit 6 Analwurzeln.

<sup>3)</sup> Eine weitere Hälfte hatte 6 Analwurzeln.

<sup>4)</sup> Drei weitere Hälften hatten 6, eine 7 Analwurzeln.

<sup>5)</sup> 15 von ihnen haben nur auf der proximalen Hälfte vereinfachte Brücken; in der distalen Hälfte sind die Brücken nor-

[mal dreikantig mit einem frei entspringenden Gabelast.

2 Stunden vor der Befruchtung in W und K, in den übrigen Versuchen fand die Aufteilung des bei Zimmertemperatur befruchteten Materials 25' nach der Befruchtung statt. Folgende zwei Tabellen geben die Zuchtwerte: die erste die mittleren Längen von asch und af, sowie die Anzahl der Brücken, erstens auf dem 8 Teilstriche langen basalen (proximalen) Anfangsstück der Analstäbe, zweitens auf ihrer ganzen Länge. In der zweiten Tabelle findet man die Prozentanzahlen der Skeletthälften mit 1, 2 bis 5 Analwurzeln, sowie Abnormitäten in der Gitterbildung verzeichnet.  $\triangle$  bedeutet normale dreikantige Gitterstäbe, || heißt, daß die Brücken nur zwei Stäbe miteinander verbanden, mochte der dritte Stab dabei frei sein oder ganz fehlen:  $\square$  besagt, daß die Brücken, sämtlich oder mindestens vier von ihnen, vier Stäbe miteinander verbanden, die im Querschnitt die Ecken eines Quadrates bildeten. Ob die vierte Analarmstütze dabei als Wurzel oder als Gabelast entsprang, wurde nicht berücksichtigt.

Die Unterschiede der mittleren Länge von asch sind sehr unbedeutend, dafür sind aber bei der geringen Variabilität auch die mittleren Fehler nur klein. Der kleinste mittlere Fehler, den ich überhaupt bei *Sphaerocchinus*-Scheitelstäben beobachtete, betrug  $\pm 0,06$  Teilstriche, der größte  $\pm 0,083$  Teilstriche. Alle Differenzen also, die größer sind als  $6 \times 0,083 = 0,49$  Teilstriche, liegen sicherlich außerhalb der Fehlergrenze. Das ist im ganzen viermal der Fall; zweimal ist der Wärmewert, zweimal der Kältewert größer. Berücksichtigt man die geringeren Differenzen auch, arbeitet also mit etwas weniger sicheren Werten, so ist 10mal die Länge in der höheren Temperatur, 5mal diejenige der niederen Temperatur größer, und 1mal sind beide identisch. Demnach wird die Länge der analen Scheitelbalken offenbar von der Temperatur in der Regel nicht beeinflusst; wenn aber eine, stets unbedeutende Beeinflussung stattfindet, so ist sie nicht gesetzmäßig.

Sehr deutlich ist das stärkere Wachstum der Analarme in der Wärme: die Temperatur W ( $26-27^{\circ}$ ) am 1. VIII. lag offenbar bereits jenseits des Optimums, das demnach zwischen  $18$  und  $24^{\circ}$  C zu suchen ist. Nur zwei Ausnahmen finden sich am 10. V., doch hat in diesen Wärmezuchten sicherlich Reduktion der Analarme stattgefunden, was an einigen morphologischen Befunden unzweifelhaft zu erkennen war. Außerordentlich deutlich ist ferner die reichlichere Brückenbildung in der Wärme.

Dagegen liefern die Anzahlen der Analwurzeln höchst widersprechende Befunde. Siebenmal wurden in W, dreimal in K mehr

Analarmwurzeln gebildet, sechsmal stimmten die Anzahlen in W und K überein. Es ist zwar auffällig, daß im Sommer fast stets die Wärmезuchten mehr Analwurzeln haben, doch ist hier ein Zufall nicht ausgeschlossen. Am 11. II. verhielten sich Eier desselben ♀ genau entgegengesetzt bei der Befruchtung mit zwei verschiedenen ♂♂: in I<sub>1</sub> hat die Wärmезucht, in I<sub>2</sub> die Kältezucht mehr Wurzeln, und beide Male liegen die Differenzen außerhalb der Fehlergrenzen. Demnach wurde das Ergebnis augenscheinlich getrübt durch die Individualpotenz der ♂♂, nicht aber durch die Mitwirkung äußerer Faktoren, die etwa mit der Jahreszeit oder sonstwie schwankend wären.

Ebenso zeigen sich gänzlich unregelmäßige Verhältnisse bei dem Auftreten von Gitteranomalien; und auch die Scheitelstäbe sind bald in der Kälte, bald in der Wärme häufiger unvollständig.

Das Ergebnis der *Sphaerechinus*-Versuche läßt sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Bei *Sphaerechinus*-Larven vergrößert die Wärme die Länge der Analarme, sowie auch die absolute und die relativ zur Länge betrachtete Brückenanzahl. Die Länge der analen Scheitelbalken ist von der Temperatur unabhängig. Die Anzahlen der Analarmwurzeln, die Häufigkeit von Gitteranomalien und unvollständig ausgebildeten Scheitelkörben können entweder ebenfalls von der Temperatur unabhängig sein oder aber durch die Wärme bald in dieser, bald in jener Richtung verschoben werden, indem die Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare in diesen letzten drei Punkten auf gleiche Temperaturunterschiede in verschiedener Weise reagieren.

Die geringfügigen Unterschiede zwischen den Befunden von Herbst und mir erklären sich unschwer daraus, daß Herbst mit *Sphaerechinus* weniger Versuche (2) anstellte als ich. So konnte er eine regelmäßige Erhöhung der Analwurzelanzahl durch Wärme annehmen, während ich diese Verhältnisse variabel finde. Dasselbe gilt für die Scheitelbalkenlänge.

Endlich ist noch auf das gegensätzliche Verhalten von *Strongylocentrotus*- und *Sphaerechinus*-Plutei hinsichtlich des Längenwachstums hinzuweisen. Das Längenverhältnis  $asch/af$  bleibt bei *Strong.* in jeder Temperatur unverändert, da  $asch$  und  $af$  in der Wärme um gleiche Beträge schneller wachsen. Die Proportion verschiebt sich dagegen bei *Sphaerechinus*:  $asch/af$  wird in der Wärme kleiner, da nur  $af$  in der



Wärme stärker wächst, auch dagegen nicht. Die Erklärung dieses Gegensatzes folgt ohne weiteres aus dem schon auf S. 27—28 gegebenen Gesichtspunkte. Während die Analarme bei beiden Arten frei sind, verwachsen die Scheitelstäbe bei einer der beiden Arten (*Sphaerechinus*): mit dem Augenblick des Verwachsens ist hier dem Längenwachstum für immer ein Ziel gesetzt. Offenbar bewirkt nun die Wärme eine erhöhte Produktion von Skelettmaterial; dieses wird bei *Strongy.* in gleicher Weise auf die beiden unbeschränkt wachsenden Skelettelemente, auch wie auf, verteilt, während bei *Sphaer.* der ganze Überschuß an Skelettsubstanz den Analstäben zufließt, da der Zeitpunkt, wo die Scheitelsäulen verwachsen, offenbar gar nicht oder nur um geringe Beträge, in unregelmäßiger Weise, verschoben wird. So muß das bei Normaltemperatur geltende Verhältnis auch auf in der Wärme bei *Strongy.* sich gleich bleiben, bei *Sphaer.* aber geringere Werte annehmen.

#### γ) Bastardlarven bei verschiedener Temperatur.

Über Geschwisterzuchten von Bastardlarven liegen die Versuche von Doncaster (1904) und Herbst (1906) vor.

Nach Doncaster (10 Versuche) übt die Temperatur vor und während der Befruchtung keinen deutlichen Einfluß aus. Die Betrachtung seiner Tabellen lehrte mich folgendes: Alle drei untersuchten Merkmale, die Anzahl der Analarmstützen, der Brücken und der oralen Scheitelstäbe waren bei Wärmeverhandlung der Eier je 2mal *Strongylocentrotus*-ähnlicher, je 2mal *Sphaerechinus*-ähnlicher und je 6mal deutlich nicht beeinflusst. Die sechs beobachteten Differenzen lagen sämtlich innerhalb oder wenigstens hart an der Fehlergrenze. Das Resultat ist so eindeutig, daß ich auf eine umfangreiche Nachahmung dieser Versuche hätte verzichten können. Immerhin habe ich mehrmals die Eier vor der Befruchtung in verschiedenen Temperaturen stehen lassen, sie getrennt darin mit gleichem Sperma befruchtet und dann in einer und derselben mittleren Temperatur aufgezogen, doch ebenfalls ohne jemals irgendwelche Verschiebungen zu erzielen.

Viel wichtiger sind jene Versuche Doncasters, in welchen die ganze Larvenentwicklung in verschiedenen Temperaturen ablief, mochten die Geschwisterkeime schon in den verschiedenen Temperaturen getrennt befruchtet oder erst nach der gemeinsamen Befruchtung bei mittlerer

Temperatur auf die verschiedenen Temperaturen verteilt worden sein. Auf diese Versuche legt Doncaster bekanntlich besonderen Wert; er versucht durch sie eine Erklärung des Vernonschen Saisondimorphismus zu geben. Die Kältelarven sind immer erheblich kleiner als die Wärmelarven und zeigen im Vergleich zu den Wärmelarven abgeschwächte *Sphaer.*-Merkmale. Es gelang nun Doncaster, im Dezember manchmal in der Wärme „typische Sommerformen“ zu züchten. Wenn diese niemals so stark mütterlich waren als die besten Sommerlarven, so lag das an zwei Umständen: erstens ist die Lebensfähigkeit der Wärmeeier im Dezember durch den Temperatursprung geschwächt, zweitens ist weder Vater noch Mutter maximal geschlechtsreif.

Ich habe mir wieder die in Betracht kommenden Versuche Doncasters zusammengestellt. Fünf gelungene Versuche stammen aus dem Juni (2 von ihnen 2mal fixiert, nämlich nach 8 und 12 Tagen): die Temperaturunterschiede sind hier nur gering ( $K = 16-18^{\circ} C$ ,  $W = 19,5-23^{\circ} C$ ). Sieben weitere Versuche wurden im Dezember und Januar angestellt, in welchen die Temperaturunterschiede etwas bedeutender sind ( $K = 13-15^{\circ} C$ , mehrmals höher bis  $18^{\circ} C$ ,  $W = 18$  bis  $23^{\circ} C$ ). Die Ergebnisse waren folgende:

Die Anzahl der Analarmstützen wurde im Sommer in der Wärme fünfmal väterlicher, zweimal aber mütterlicher gefunden als in der Kälte; im Winter war sie fünfmal väterlicher in der Wärme, zweimal blieb sie unverändert. Nur zweimal (in 14 Versuchen, nämlich in 409 B, 422/A) lagen die Differenzen außerhalb der Fehlergrenzen. — Wenn die Anzahl der Analarmstützen in Doncasters Versuchen also überhaupt verschoben wurde, so könnte man eher sagen, die Wärme mache die Larven väterähnlicher, als das Gegenteil: was natürlich der Annahme Doncasters, die Sommerlarven seien wegen der im Sommer erhöhten Temperatur mutterähnlicher als die Winterlarven, geradezu widerspricht. Doncaster selbst legt deshalb auf dieses Merkmal kein Gewicht — im Gegensatze zu Herbst und mir — und glaubt sich zu der Annahme berechtigt, daß selektive Sterblichkeit das Ergebnis getrübt habe, weswegen ich aber auf S. 51/52 dieser Arbeit verweisen muß.

Dagegen wird die Anzahl der Brücken in Doncasters Versuchen in der Wärme stets erhöht, d. h. mutterähnlicher: die Differenzen liegen nicht selten außerhalb der Fehlergrenze. Freilich wird die Bedeutung dieser Angabe dadurch geringer, daß bei Doncaster (vergl. S. 84) die Kältelarven stets kürzere Analarme haben als die Wärmelarven.

Besonders in den Winterzuchten ist die Länge der Analarme in den Kältezuchten oft so gering, daß ich derartige Zuchten überhaupt nicht gemessen haben würde; denn sogar die Mittelwerte lagen weit unterhalb der Länge, die 8 Teilen meiner Skala entspricht, während die Wärmevergleichszucht bis doppelt so lange Analstäbe haben konnte. So versteht es sich eigentlich von selbst, daß unter diesen Umständen die Wärmelarven mehr Brücken haben mußten. Gewöhnlich liegen nämlich bei den Bastarden die meisten Brücken in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Analarmes; im proximalen Teil pflegen wenige Brücken, meist nur eine oder auch gar keine vorzukommen, während am distalen Ende dann nicht selten noch drei oder mehr Brücken auftreten. Nun ist die Bildung von Skelettsubstanz und damit das Wachstum der Analarme in der Kälte sicherlich gehemmt (vergl. den gleichen Befund bei den Elterplateis); somit lehren Doncasters Versuche nichts darüber, ob die Kältelarven, wenn sie noch weiter hätten wachsen können, nicht noch ebensoviele Brücken gebildet hätten wie die Wärmelarven. Ich halte demnach das Ergebnis Doncasters, daß in gleichlange geführten Geschwisterzuchten in K und W die ohne Berücksichtigung der Gesundheits- und Wachstumsverhältnisse gewonnenen Brückenmittelwerte in W stets mütterlicher sind als in K, zwar für zweifellos richtig, aber nicht für beweisend, was die Vererbungsrichtung und ihre Abhängigkeit von der Temperatur anlangt. Hier kann nur der Vergleich von Wärme- und Kältezuchten weiterführen, die ungefähr gleichlange Arme haben, und solche lagen Doncaster offenbar nicht vor. Wenn der Saisondimorphismus in nichts anderem bestünde, als in der hier aufgedeckten Tatsache (die Wärmelarven haben längere Arme, infolgedessen auch mehr Brücken als die Kältelarven), so wäre tatsächlich die Variabilität der Bastardlarven in dem Sinne Doncasters (vergl. S. 47–50) eine Angelegenheit des Gesundheitszustandes der Larven, nicht aber eine Frage von Erbfaktoren, und es würde eine gleichgültige und unnütze Arbeit sein, sich mit dieser Variabilität eingehender zu befassen.

Die Anzahl der oralen Scheitelbalken wurde in allen Versuchen Doncasters durch die Wärme erhöht, also der Charakter mütterlicher; die Verschiebung war gelegentlich recht bedeutend.

Ich komme zu Herbsttemperaturversuchen. Herbst beschreibt 8 Versuche mit meist großen Temperaturunterschieden (12—29° C), die vom November bis Februar angesetzt wurden. Hier hatten, im schroffen Gegensatz zu Doncasters Versuchen, die Wärmelarven stets beträcht-

lich mehr Analarmstützen als die Kältelarven, waren also auch in dieser Hinsicht mütterlicher. Die Anzahl der Brücken stieg ebenfalls in der Wärme, genau wie bei Doncaster, und zwar meist sehr stark, ohne daß man hier zu dem Einwande berechtigt wäre, die Analarme seien verschieden lang gewesen: ob sie freilich gleich lang waren, vermag ich nicht sicher zu entscheiden. Die Länge der analen Scheitelbalken nimmt bei Herbst in nur 3 Versuchen in der Wärme etwas  $\Delta b$ , bei Doncaster war sie in der Wärme in 5 Versuchen gleich groß, in drei weiteren größer als in der Kälte.

Über meine 44 Versuche berichtet die Tabelle 7. Wie immer, so stehen auch hier vergleichbare Geschwisterzuchten zwischen je zwei horizontalen Strichen untereinander. In den Versuchen vom 16. X., 26. III. und 26. IV waren die Eier  $2b$  vor der Befruchtung schon den verschiedenen Temperaturen ausgesetzt, in welchen sie auch getrennt befruchtet wurden: in den übrigen Versuchen verteilte ich die gut durchmischten Eier eine halbe Stunde nach der Befruchtung zu gleichen Teilen auf die verschiedenen konstanten Temperaturen. Mehrmals endlich wurde von der Wärmezucht auf dem Stadium der freischwimmenden Blastula **ohne** Mesenchym, meist unmittelbar nach dem Aufsteigen, ein Teil der Larven abgezweigt und in die Kälte gesetzt, da Herbst angibt, daß es genüge, erst die freischwimmende Blastula ohne Mesenchym der Kältewirkung auszusetzen, damit die Kältewirkung hervortrete. Solche abgezweigte Zuchten, die also bis zur Blastula ohne Mesenchym in der Wärme waren, dann aber für den Rest der Entwicklung kalt gehalten wurden, sind mit  $WK_{BII}$  bezeichnet. Aus der zweiten Kolumne ist jedesmal der etwaige Verwandtschaftsgrad der Geschwisterzuchten ersichtlich, indem I, II, III verschiedene ♀♀, 1, 2, 3 verschiedene ♂♂ bedeuten; mehrmals sind auch die Gameten eines und desselben Tieres nach verschiedenen anderen Gesichtspunkten (Alter, Lage in der Gonade) untergeteilt worden, worauf sich die später zu erklärenden Symbole „sp.“, „m“, „b“ beziehen, doch auch hier steht immer nur streng vergleichbares Material zwischen je zwei Horizontalstrichen, und die besonderen Verhältnisse, auf welche die bisher noch nicht erklärten Symbole hindeuten, werden an anderer Stelle besprochen werden. Hier kommt es nur darauf an, jedesmal die zwischen je zwei Horizontalstrichen eingeschlossenen Geschwisterzuchten bei verschiedener Temperatur zu vergleichen.

Tabelle 7. Bastardzuchten

Datum	Eltern	Tempe- ratur	Länge der		Anzahl der Hälften mit				
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw	
13. VII. befr. Fix. 23. VII. K 10—12° C Fix. 16. VII. N 18—19° C	I <sub>2</sub>	K	9,9	8,6	15	41	40	4	
		N	10,3	8,3	9	68	19	4	
	II <sub>1</sub>	K	10,1	10,2	9	55	35	1	
		N	9,8	8,6	9	55	29	5 <sup>1*</sup>	
	II <sub>2</sub>	K	9,7	9,2	8	40	45	7	
		N	10,2	9,9	6	79	14	1	
	I <sub>1</sub>	K	9,2	8,0	16	63	20	1	
		N	10,1	8,4	20	60	19	1	
		W	—	—	—	—	—	—	
	1. VIII. befr. Fix. 12. VIII. K 10—12° C Fix. 6. VIII. N 18—19° C Fix. 5. VIII. W 26—27° C	I <sub>2</sub>	K	9,5	8,2	9	61	28	2
			N	9,9	9,6	37	52	9	2
			W	9,5	9,0	17	55	24	4
II <sub>1</sub>		K	9,7	8,3	9	72	15	4	
		N	9,7	9,6	15	56	28	1	
		W	9,5	8,0	25	58	17	0	
II <sub>2</sub>		K	9,8	8,4	16	63	21	0	
		N	9,8	9,1	33	59	7	1	
		W	9,7	8,5	30	60	10	0	
16. X. befr. Fix. 27. X. K 10—12° C Fix. 22. X. N 16—17° C Fix. 21. X. W 22—24° C		I <sub>1</sub>	K	9,3	8,0	26	62	12	0
			N	10,6	12,5	18	61	20	1
			W	10,2	14,4	16	66	17	1
	I <sub>2</sub>	K	9,6	9,0	25	57	18	0	
		N	9,9	11,3	20	62	18	0	
		W	10,5	14,9	11	64	23	2	
	II <sub>1</sub>	K	8,8	9,0	17	62	20	1	
		N	10,1	10,3	15	55	26	4	
		W	9,9	12,0	21	60	15	3 <sup>1*</sup>	
	II <sub>2</sub>	K	8,7	8,4	8	78	14	0	
		N	10,3	10,6	8	63	28	1	
		W	10,1	13,1	4	50	35	9 <sup>2</sup>	
11. II. befr. 1 Paar			K	10,6	9,4	44	50	6	0
Fix. 21. II. K 12—13° C			W	10,1	12,0	40	56	4	0
" 15. II. W 22—24° C									

\* <sup>1</sup>/<sub>1</sub> bedeutet: eine Hälfte mit 5 afw, eine andere mit 6 afw.

<sup>2</sup>/<sub>1</sub> bedeutet: eine Hälfte mit 5 afw.

bei verschiedener Temperatur.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
8	8	26	56	0,14	0,10	0,31	0,55	4	je 100 Larven untersucht
18	4	3	75	0,18	0,04	0,03	0,25	8	
7	4	12	78	0,07	0,04	0,20	0,31	13	—
13	0	4	83	0,13	0,00	0,06	0,19	10	
8	10	16	70	0,08	0,10	0,27	0,45	14	—
17	13	19	56	0,17	0,20	0,31	0,68	9	
0	0	1	99	0	0	0,01	0,01	—	—
6	7	0	87	0,06	0,07	0	0,13	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	
0	4	2	94	0	0,04	0,02	0,06	—	—
1	6	0	93	0,01	0,06	0	0,07	—	
3	6	0	92	0,03	0,06	0	0,09	—	
0	6	1	93	0	0,06	0,01	0,07	—	—
3	7	2	90	0,03	0,07	0,03	0,13	—	
8	3	0	90	0,08	0,03	0	0,11	—	
0	4	0	96	0	0,04	0	0,04	—	—
5	2	0	93	0,05	0,02	0	0,07	—	
0	0	0	100	0	0	0	0	—	
17	6	6	73	0,18	0,06	0,10	0,34	4	Max. 3 Brücken
17	14	3	68	0,17	0,17	0,03	0,37	5	—
25	27	14	45	0,36	0,53	0,35	1,24	7	Max. 11 Brück.
13	18	10	67	0,13	0,20	0,15	0,48	13	—
14	20	10	62	0,15	0,24	0,17	0,56	14	
26	10	18	59	0,38	0,12	0,41	0,91	8	
1	1	0	98	0,01	0,01	0	0,02	5	—
5	9	0	87	0,06	0,11	0	0,17	4	
17	12	9	65	0,20	0,15	0,18	0,53	1	
1	7	1	91	0,01	0,08	0,01	0,10	4	—
6	13	3	80	0,06	0,15	0,04	0,25	4	
8	9	9	75	0,10	0,23	0,11	0,44	6	
9	15	2	76	0,10	0,26	0,02	0,38	3	—
12	29	4	56	0,14	0,43	0,05	0,62	4	



## Fortsetzung I

Datum	Eltern	Tempe- ratur	Länge der		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
17. II. befr. 2 Paar Tiere Fix. 2. III. K 12—13° C Fix. 22. II. W 23° C	A	I <sub>1</sub> K W	10,0	10,0	23	69	7	1
			10,7	14,2	24	65	11	0
		I <sub>2</sub> K W	10,3	7,7	27	66	7	0
			10,4	13,5	32	61	7	0
		II <sub>1</sub> K W	9,9	10,3	45	51	4	0
			9,8	16,1	38	52	8	2
		II <sub>2</sub> K W	9,4	10,2	34	57	7	1 <sup>1*</sup>
			10,0	14,5	28	44	26	1 <sup>1</sup>
	B	I <sub>1</sub> K W	10,8	8,9	28	64	5	3
			10,6	13,9	26	63	10	1
		I <sub>2</sub> K W	10,5	8,4	23	72	5	0
			10,5	13,6	33	60	7	—
		II <sub>1</sub> K W	10,0	8,9	24	68	8	—
			10,0	15,3	23	57	18	2
7. III. befr. Fix. 11. III. W 20° C Fix. 17. III. K 12—13° C 10. III. befr. Fix. 14. III. W " 20. III. WK 13. III. befr. Fix. 17. III. W 21—22° C Fix. 20. III. WK <sub>BII</sub> 13—14° C 26. III. befr. Fix. 30. III. W 22° C " 2. IV. K 14° C	1 Paar ge- bohrt	WK <sub>(BII)</sub> W	11,3	10,0	10	45	42	2 <sup>1</sup>
			11,2	12,5	7	44	45	3 <sup>1</sup>
		WK <sub>BII</sub> W	11,5	12,2	9	75	16	—
			10,8	12,9	7	58	31	4
	1 Paar	K	10,9	11,8	18	77	5	0
		W <sub>α</sub>	10,5	15,0	17	59	24	0
		W <sub>β</sub>	10,4	13,6	15	69	16	0
	I <sub>1</sub>	K	10,9	13,5	21	64	15	0
		WK <sub>BII</sub>	11,7	11,8	14	72	14	0
		W	11,1	13,5	16	58	22	4
	I <sub>2</sub>	K	11,0	12,7	33	57	9	1
		WK <sub>BII</sub>	11,6	12,3	12	67	21	0
		W	10,7	12,6	14	70	12	4

\* 1 bedeutet: eine Hälfte mit 5 afw.

der Tabelle 7.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
13	28	28	40	0,15	0,32	0,62	1,09	10	—
33	32	25	37	0,48	0,44	0,42	1,34	13	
41	6	29	46	0,47	0,07	0,49	1,03	6	16 $\Delta$ -Brücken
62	36	28	20	1,04	0,69	0,63	2,36	10	
29	25	12	45	0,31	0,29	0,18	0,78	5	—
46	33	23	30	0,59	0,53	0,51	1,63	10	
40	22	30	30	0,45	0,28	0,50	1,23	2	—
63	48	26	16	1,10	0,93	0,56	2,59	10	
9	28	26	42	0,12	0,29	0,54	0,95	28	—
38	28	25	36	0,45	0,68	0,52	1,65	18	
46	3	29	42	0,53	0,03	0,46	1,02	10	—
41	37	30	31	0,56	0,62	0,70	1,88	12	
34	28	20	26	0,63	0,32	0,48	1,43	7	—
50	47	40	18	0,69	0,92	1,09	2,70	6	
8	4	5	84	0,09	0,06	0,05	0,20	23	—
14	6	6	78	0,18	0,08	0,06	0,32	27	
4	13	6	80	0,05	0,15	0,07	0,27	23	—
23	10	5	68	0,25	0,14	0,06	0,45	33	
18	45	28	35	0,21	0,95	0,82	1,98	14	$\alpha$ häufige, $\beta$ seltene Wasserwechsel
34	42	11	36	0,38	0,88	0,20	1,46	16	
23	41	10	42	0,27	0,87	0,17	1,31	20	
7	13	13	70	0,07	0,18	0,22	0,47	11	—
29	6	18	57	0,34	0,06	0,33	0,73	14	
40	27	15	42	0,50	0,37	0,60	1,47	24	4 <i>Sph.</i> -Stäbe mit 7 bis 14 $\Delta$ -Brücken
13	9	3	77	0,14	0,13	0,04	0,31	20	—
14	11	11	64	0,14	0,14	0,18	0,46	19	
15	48	3	44	0,16	0,75	0,05	0,96	4	1 $\Delta$ -Brücke

## Fortsetzung II

Datum	Eltern	Tempe- ratur	Länge der		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
26. III. befr. Fix. 30. III. W 22° C „ 2. IV. K 14° C	II <sub>1</sub>	K	11,4	12,8	27	64	8	1
		WK <sub>B1 I</sub>	10,8	13,2	8	66	24	2
		W	10,4	15,4	14	63	22	1
16. IV. befr. 1 Paar Fix. 20. IV. W 22° C „ 25. IV. K 13° C	II <sub>2</sub>	K	11,9	11,9	34	60	5	1
		WK <sub>B1 I</sub>	11,4	12,5	30	60	10	0
		W	10,9	15,3	19	60	19	2
	♀ sp ♂ sp	K	10,5	11,7	11	66	22	1
		W	10,5	12,7	14	64	21	1
	♀ sp ♂ b	K	10,5	11,5	10	68	21	1
		W	10,2	12,8	13	64	23	0
	♀ b ♂ sp	K	10,4	10,9	25	63	12	0
		W	10,1	12,2	34	50	16	0
	♀ b ♂ b	K	10,1	10,4	22	63	14	1
		W	10,4	14,7	27	56	17	0
17. IV. befr. 1 Paar Fix. 21. IV. W 22° C „ 26. IV. K 13° C	1 Paar ♀ sp ♂ sp	K	11,4	14,0	26	62	12	0
		WK <sub>B1 I</sub>	11,7	14,0	26	61	13	0
		W	10,8	13,9	38	54	8	0
	♀ sp ♂ b	K	11,7	13,5	36	61	3	0
		WK <sub>(B1 I)</sub>	11,9	13,5	34	62	4	0
		W	11,0	13,5	49	49	2	0
	♀ b ♂ sp	K	11,6	12,8	42	51	7	0
		WK <sub>(B1 I)</sub>	11,9	12,7	39	53	8	0
		W	10,7	13,5	45	47	8	0
	♀ b ♂ b	K	11,5	13,0	55	41	4	0
		WK <sub>(B1 I)</sub>	11,8	12,2	49	48	3	0
		W	10,9	13,8	59	39	2	0
23. IV. befr. Fix. 29. IV. W 22° C „ 1. V. K 14° C	1 Paar ge- bohrt	WK <sub>B1 I</sub>	10,9	11,9	12	65	23	0
		W	8,5	11,2	27	49	24	0
3. V. befr. Fix. 9. V. W 22° C „ 11. V. K 14° C		WK <sub>B1 I</sub>	8,9	10,2	2	53	34	11
		W	10,3	9,8	12	58	30	—

der Tabelle 7.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	Anzahl ersch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
37	18	20	40	0,41	0,28	0,41	1,10	15	von K und W je 100 Larven untersucht
3	5	4	88	0,06	0,08	0,04	0,18	14	
18	26	3	58	0,22	0,37	0,05	0,64	13	
13	7	7	73	0,13	0,10	0,15	0,38	32	—
7	8	3	84	0,09	0,13	0,06	0,28	21	
31	21	1	50	0,38	0,45	0,01	0,84	24	
26	70	34	20	0,28	1,69	0,92	2,89	12	— 6 $\Delta$ -Stäbe, bis 13 Brücken
28	73	50	18	0,28	1,80	1,59	3,67	6	
7	47	10	44	0,07	0,95	0,16	1,18	9	
17	47	19	37	0,18	1,18	0,39	1,75	7	—
8	13	5	77	0,08	0,23	0,09	0,40	9	
8	14	6	75	0,08	0,25	0,14	0,47	8	
5	10	7	79	0,05	0,16	0,12	0,33	8	—
7	14	4	79	0,07	0,22	0,10	0,39	7	
31	36	27	40	0,44	0,77	0,77	1,98	25	—
31	39	32	30	0,33	0,96	0,75	2,04	20	
35	32	27	39	0,41	0,64	0,78	1,83	34	
22	23	5	59	0,22	0,55	0,10	0,87	22	—
21	27	11	51	0,21	0,46	0,17	0,84	18	
24	31	10	50	0,28	0,43	0,19	0,90	11	
15	18	9	65	0,15	0,30	0,16	0,61	12	—
9	13	6	74	0,10	0,25	0,16	0,51	15	
12	19	6	70	0,12	0,32	0,11	0,55	17	
10	9	3	79	0,10	0,15	0,05	0,30	11	—
13	13	7	73	0,14	0,23	0,13	0,50	21	
11	12	1	80	0,11	0,20	0,02	0,33	11	
7	4	15	76	0,07	0,04	0,22	0,33	7	—
12	11	9	77	0,12	0,17	0,13	0,42	31	
25	22	22	46	0,46	0,32	0,43	1,21	7	
24	18	27	38	0,35	0,32	0,50	1,17	21	—

## Fortsetzung III

Datum	Eltern	Temperatur	Länge der		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
26. IV. befr. Fix. 1. V. W 22° C " 4. V. K 14° C	I <sub>1</sub>	K	10,7	11,5	4	41	42	12 <sup>1</sup>
		W	9,2	10,4	6	42	33	18 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	K	11,1	12,0	6	45	43	6
		W	10,5	11,0	5	43	46	6
	II <sub>1</sub>	K	11,3	12,4	11	71	18	0
		W	11,1	11,1	25	54	19	2
	II <sub>2</sub>	K	11,1	10,9	9	61	28	2
		W	11,0	13,5	28	56	13	3
30. IV. befr. Fix. 5. V. W 22° C " 9. V. K 14° C	I <sub>1</sub>	WK(BI I)	11,8	9,6	13	67	19	1
		W	10,8	9,2	12	72	10	5 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	WK(BI I)	11,0	8,9	8	58	33	1
		W	10,6	9,2	23	63	14	0
	II <sub>1</sub>	WK <sub>BI I</sub>	10,9	10,2	8	56	26	10
		W	10,2	9,3	12	63	22	3
	II <sub>2</sub>	WK <sub>BI I</sub>	10,2	9,8	18	67	15	0
		W	10,5	9,5	24	61	11	4

Die Länge der analen Scheitelbalken variiert in der Regel wenig mit der Temperatur: nur 8mal liegt eine Differenz außerhalb der Fehlergrenze: dabei ist 5mal der Kältewert größer als der Wärmewert, 3mal der Wärmewert größer als der Kältewert. — Faßt man sämtliche Kältemessungen einerseits, sämtliche Wärmewerte andererseits zu Mittelwerten zusammen, so ergibt sich für die Kälte 10,468, für die Wärme 10,374: die Differenz beträgt 0,094. Nehme ich nun für die Standardabweichung, welche zwischen den Grenzen 0,3 und 1,6 variierte, den mittleren Wert  $\pm 1,0$  an, so berechnet sich der mittlere Fehler  $m$  bei 44 Versuchen zu je 100 Skeletthälften auf  $\pm 0,0157$ , und  $6m$  beträgt 0,0942 Teilstriche, also genau so viel wie die Differenz der beiden Mittelwerte. Es darf demnach für wahrscheinlich gelten, daß in der Wärme die Länge der analen Scheitelbalken um sehr geringe Beträge abnimmt, aber völlig sicher ist diese Aussage nicht. Auf jeden Fall aber nimmt die Länge des Scheitelbalkens in der Wärme nicht zu. — Die wenigen

der Tabelle 7.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
5	7	11	77	0,05	0,07	0,22	0,34	8	—
4	5	3	88	0,04	0,05	0,03	0,12	17	
7	28	38	37	0,07	0,53	0,98	1,58	4	je 100 Larven untersucht
14	50	18	30	0,15	1,06	0,39	1,60	7	
8	6	4	85	0,09	0,06	0,05	0,20	7	—
26	35	13	43	0,31	0,56	0,33	1,20	13	
14	21	5	72	0,14	0,25	0,09	0,48	19	—
22	49	20	29	0,25	1,11	0,39	1,75	5	
10	12	11	71	0,10	0,16	0,28	0,54	14	2 $\Delta$ -Stäbe
15	20	10	61	0,17	0,23	0,12	0,52	10	—
3	11	14	75	0,03	0,14	0,44	0,61	11	—
17	27	12	57	0,17	0,35	0,17	0,69	2	
13	23	12	61	0,15	0,42	0,25	0,82	19	—
20	16	10	59	0,21	0,23	0,11	0,55	4	
9	27	8	62	0,12	0,47	0,15	0,74	17	— 2 völlge Sph.- $\Delta$ -Stäbe
29	38	17	36	0,30	0,66	0,41	1,37	16	

Versuche mit drei Temperaturen berechtigen nicht, über die etwaige Lage des Optimums etwas auszusagen. — Die Zuchten K und WK verhalten sich im Mittel vollkommen übereinstimmend: die Mittelwerte aus den 14 in Betracht kommenden Versuchen sind nämlich folgende: W = 10,6, WK = 11,35, K = 11,43. Die Differenz zwischen WK und K liegt innerhalb, diejenige zwischen den Kältezuchten und W dagegen außerhalb der Fehlergrenzen.

Die Länge der analen Armstäbe nimmt in der Wärme erheblich zu. Die Differenz kann bis zu  $\frac{2}{3}$  des Kältewertes betragen und liegt in 20 Versuchen weit außerhalb der Fehlergrenze. In allen übrigen, d. h. in mehr als der Hälfte der Versuche, liegt die Differenz dagegen innerhalb der Fehlergrenze: die Fixierungszeiten waren eben so gewählt, daß die Verhältnisse für den Vergleich der Brückenanzahlen günstiger liegen als beispielsweise bei Doncaster. Die sieben Fälle, in denen der Kältewert — stets innerhalb der Fehlergrenze — den Wärme-



wert übertrifft (1. VIII., 26. IV., 30. IV.), erklären sich, wenigstens zum Teil, wohl als statistische Zufälligkeiten.

Eingigermaßen widersprechende Befunde liefern die Anzahlen der Analarmwurzeln. Im allgemeinen zeigen sie sich in den verschiedenen Temperaturen unverändert (21 Versuche), ja bisweilen ist die Übereinstimmung sogar erstaunlich gut (1. VIII. I<sub>1</sub>; 7. III.: 16. IV. ♀ sp ♂ sp und ♀ sp ♂ b, 26. IV. I<sub>2</sub> u. a.). Würde man, ohne an die Fehlergrenzen zu denken, einfach nach den Zahlenwerten urteilen, wie es die älteren Autoren meist zu tun pflegten, so würde man in 44 Versuchen 11mal der Wärme, 11mal der Kälte, dazu in 11 Versuchen 4mal der Normaltemperatur mütterlich verschiebende Einflüsse zuschreiben können. Beachtet man aber die Fehlergrenzen, so erniedrigt sich die Anzahl der sicheren Verschiebungen ganz erheblich: einmal (II<sub>2</sub> 13. VII.) war die Kältezucht, 3mal war die Wärmezucht (II<sub>2</sub> 16. X., II<sub>2</sub> 17. II., II<sub>2</sub> 26. III.) sicher mütterlicher als die Geschwisterzucht in der entgegengesetzten Temperatur. Ich kann daher aus meinen Versuchen nichts anderes schließen, als daß die Anzahl der Analarmwurzeln bei weitaus den meisten Nachkommenschaften von der Temperatur unabhängig ist: wenn sie aber in Ausnahmefällen wirklich verschoben wird, so hängt die Richtung der Verschiebung von der Individualpotenz der Elterntiere ab. — Warum aber die Wärme bei Doncaster, wenn überhaupt, stets in väterlicher, bei Herbst dagegen stets in mütterlicher Richtung wirkte, in meinen Versuchen aber abwechselnd in beiden Richtungen, wird sich kaum entscheiden lassen. Es ist immer eine mißliche Aufgabe, die Befunde verschiedener Autoren zu vergleichen, wenn sowohl die Versuchsanordnung als auch die Beschaffenheit des Materiales in den Vergleichsfällen nicht genau übereinstimmen. Die Anzahlen der Versuche (Doncaster 12, Herbst 8, ich 44) erscheinen groß genug, um Zufälligkeiten auszuschließen.

Während Doncaster und Herbst darin übereinstimmen, daß in der Wärme die Ansätze zur Gitterbildung sich vermehren, kann ich auch diese Tatsache für die Bastardzuchten nicht unbedingt gelten lassen. Vielleicht erklärt sich die Verschiedenheit unserer Befunde aus der verschiedenen Bezeichnungsweise. Wie auf S. 33, 34 auseinander-gesetzt wurde, unterschied ich zwischen Gabelung ( $\gamma$ ), Verschmelzung ( $\varphi$ ) und Brückenbildung (Br). Doncaster und Herbst aber rechneten vermutlich fast alle oder alle Verschmelzungen und vielleicht auch einen Teil der Gabelungen zu den Brücken. In meinen Versuchen erhöhte nun die Wärme die Anzahlen von  $\gamma$  und  $\varphi$  ziemlich häufig, außerordentlich

selten aber die Anzahl der wirklichen Brücken. Wenn nun Doncaster und Herbst den Unterschied zwischen unvollkommenen Ansätzen zur Brückenbildung ( $\gamma$ ,  $\varphi$ ) und echten Brücken (Br) nicht so streng durchführten wie ich, so wäre der Widerspruch damit geklärt, wie die folgende Zusammenstellung zeigen wird.

Berücksichtige ich bei den Prozentzahlen der Skelethälften mit  $\gamma$ ,  $\varphi$ , Br oder ohne alle Ansätze zur Gitterbildung („gitterlos“) alle Differenzen, die größer als 6% sind, so sagt die Tabelle 7 folgendes aus:

Es fand sich ein Überschuß von	in W	in K	Kein Überschuß in W oder K
$\gamma$ . . . . .	29 mal	2 mal	13 mal
$\varphi$ . . . . .	20 „	3 „	21 „
Br . . . . .	12 „	9 „	23 „

Wie man sieht, weisen die unvollkommenen Ansätze zur Gitterbildung ( $\gamma$  und  $\varphi$ ) viel öfter in der Wärme als in der Kälte den Überschuß auf, während die Brücken sich in beiden Temperaturen offenbar viel gleichmäßiger verhalten. Denn wenn auch im Einzelfalle eine Differenz von 6% meist zu gering ist, um einen sicheren Schluß auf eine Verschiedenheit der wahren Mittelwerte zu erlauben, so ist es doch äußerst unwahrscheinlich, daß der zufällige Fehler von  $\gamma$  oder  $\varphi$  29- bzw. 20mal in der Wärme, nur 2- oder 3mal aber in der Kälte größer gewesen wäre. Das Verhalten der Brücken aber läßt sich durchaus im Sinne zufälliger Fehler bei der Mittelwertsbestimmung auffassen. Sucht man weiterhin nach Differenzen, die sicher außerhalb der Fehlergrenzen liegen, so findet man in der Wärme sicherlich mehr  $\gamma$ <sup>1)</sup> 5mal, sicherlich mehr  $\varphi$ <sup>2)</sup> 8mal, sicherlich mehr Brücken<sup>3)</sup> 1 mal. In der Kälte gibt es keinen einzigen sicheren Fall eines Überschusses von  $\gamma$  oder  $\varphi$ , dagegen 3mal sichere Überschüsse der Hälften mit Brücken<sup>4)</sup>. Da unter „gitterlos“ die Anzahl der Hälften sowohl ohne Brücken, als auch ohne  $\gamma$  und  $\varphi$  verstanden ist, so müssen natürlich auch diese Zahlen in der Kälte öfter

<sup>1)</sup> II<sub>1</sub> 16. X., I<sub>1</sub> A 17. II., I<sub>1</sub> B 17. II., II<sub>1</sub> B 17. II., I<sub>1</sub> 26. III.

<sup>2)</sup> I<sub>1</sub> 16. X., I<sub>2</sub> A 17. II., II<sub>2</sub> A 17. II., I<sub>2</sub> B 17. II., I<sub>1</sub> 26. III., I<sub>2</sub> 26. III., II<sub>1</sub> 26. IV., II<sub>2</sub> 26. IV.

<sup>3)</sup> II<sub>1</sub> B 17. II.

<sup>4)</sup> I<sub>2</sub> 13. VII., II<sub>1</sub> 26. III., I<sub>2</sub> 26. IV.

größer sein als in der Wärme. So findet man sie 21mal in K, 9mal in W größer, wenn wieder 6% als geringste Differenz angenommen wird: und in sämtlichen 4 Fällen mit Unterschieden außerhalb der Fehlergrenze liegt der Überschuß in der Kälte.

Genau so wie die Anzahlen von Skelethälften mit Ansätzen zur Gitterbildung verhalten sich auch die mittleren Anzahlen der Ansätze zur Gitterbildung ( $M\gamma$ ,  $M\varphi$ ,  $MBr$  und die Summe dieser drei Zahlen  $\Sigma M$ ). Die Unterschiede sind hier in der Regel beträchtlicher, als bei den Skelethälftenanzahlen. D. h.: in einer Zucht mit mehr Skelethälften, welche Gitterbildung aufweisen, hat gleichzeitig auch die einzelne Skelethälfte durchschnittlich mehr Gabelungen, Verschmelzungen und Brücken, als es in einer Zucht mit weniger Gitteranarmen der Fall ist. Berücksichtige ich hier Differenzen von 10% an aufwärts, so läßt sich folgendes aussagen:

Es fand sich ein Überschuß des Wertes	in W	in K	Kein Überschuß in W oder K
$M\gamma$ . . .	17 mal	1 mal	26 mal
$M\varphi$ . . .	24 „	2 „	18 „
$MBr$ . . .	14 „	9 „	21 „

Die Berechnung der Fehlergrenze ist hier mit Genauigkeit kaum möglich: doch möchte ich für  $M\gamma$ <sup>1)</sup> zwei, für  $M\varphi$ <sup>2)</sup> sieben, für  $MBr$  drei Fälle annehmen, die wohl sicherlich zu groß sind, um vom Zufall bedingt zu sein, wobei ich die Richtigkeit des Urteils zu prüfen dem Leser überlassen muß. Der als sicher anzusehende Überschuß lag wiederum bei  $M\gamma$  und  $M\varphi$  stets in der Wärmezucht, bei  $MBr$  dagegen einmal in der Wärmezucht ( $II_1 B$  17. II.), zweimal in der Kältezucht ( $I_2$  13. VII., 13. III.).

Für  $\Sigma M$ , wo dieselben Überlegungen gelten wie für die Prozentzahl der „gitterlosen“ Hälften, wo also die differenten Verhältnisse von  $M\gamma$  und  $M\varphi$  sich zu den viel stärker indifferenten von  $MBr$  zu einem mittleren Verhältnis addieren, finde ich einigermaßen deutliche Überschüsse (geringste berücksichtigte Differenz = 0,20) in W 22mal, in K

<sup>1)</sup>  $I_2 A$  17. II.,  $II_2 A$  17. II.

<sup>2)</sup>  $I_1$  16. X,  $I_2 A$  17. II.,  $II_6 A$  17. II.,  $I_2 B$  17. II.,  $II_1 B$  17. II.,  $II_1$  und  $II_2$  26. IV.

5 mal, in 17 Versuchen endlich keinen nennenswerten Unterschied zwischen W und K.

Über das Verhalten der Ansätze zur Gitterbildung bei verschiedener Temperatur läßt sich also folgendes zusammenfassend aussagen: Die Wärme erhöht nicht selten die Anzahl derjenigen Skeletthälften, welche Gabelungen und Verschmelzungen aufweisen, wie auch die Anzahl der Gabelungen und Verschmelzungen der einzelnen Skeletthälfte; die Kälte erhöht diese Anzahlen dagegen fast nie. Andererseits ist die Anzahl der Skeletthälften mit Brücken sowie die mittlere Anzahl der Brücken bei der einzelnen Skeletthälfte nahezu ebenso oft in der Wärme wie auch in der Kälte erhöht. Ungefähr in der Hälfte der Versuche aber hatte die Temperatur überhaupt keine deutliche Wirkung: Kälte- und Wärmezuchten verhielten sich gleich.

Betrachtet man endlich die Anzahl der Skeletthälften mit oralen Scheitelbalken, indem wieder nur Differenzen von 6% an aufwärts berücksichtigt werden, so ergibt sich ein Übergewicht 9 mal in der Wärmezucht, 8 mal in der Kältezucht. Außerhalb der Fehlergrenze liegen allenfalls zwei Differenzen, und zwar überwiegt im Versuch I<sub>2</sub> 26. III. der Kälte wert, im Versuch 23. IV. der Wärmewert. Diese Zahlen sprechen deutlich genug: die Anzahl der oralen Scheitelstäbe ist von der Temperatur unabhängig; wenn sie verschoben wird, so hängt die Richtung der Verschiebung von der Individualpotenz der Elterntiere ab.

Ich fasse die Ergebnisse der Temperaturversuche an *Sphaerechinus*, *Strongylocentrotus* und den Bastarden nochmals kurz nach Merkmalen zusammen:

Die Länge der analen Scheitelbalken nimmt in der Wärme bei *Strongylocentrotus* zu, bei *Sphaerechinus* bleibt sie nahezu unverändert. Demnach werden die Unterschiede zwischen *Strongylocentrotus*- und *Sphaerechinus*-Längen, wie sie bei gleicher Temperatur bestehen, in abweichenden Temperaturen nicht verwischt, sondern im Gegenteil noch deutlicher. Die Bastarde behalten ihre intermediären Längen in den verschiedenen Temperaturen meist unverändert bei; in den nicht häufigen Fällen, wo deutliche Verschiebungen stattfinden, nimmt die Länge bei gewissen Nachkommenschaften in der Wärme, bei anderen Nachkommenschaften in der Kälte zu.

Die Länge der Analarme ist bei *Strongylocentrotus*-, *Sphaerechinus*- und bei den Bastardlarven in der Wärme größer als in der Kälte.

Die Anzahl der analen Wurzeln ist bei beiden Elterarten und den Bastarden in mehr als der Hälfte der Fälle von der Temperatur vollkommen unabhängig. Wenn aber die Temperatur eine Verschiebung bedingt, so hängt ihre Richtung von der Individualpotenz der Eltertiere ab. Material, das die Erhöhung der Wurzelanzahlen in der Wärme zeigt, dürfte vielleicht etwas häufiger sein als solches, das in der Kälte einen Überschuß von analen Wurzeln aufweist.

Die Anzahl der Skelethälften mit Ansätzen zur Gitterbildung ist bei *Strongylocentrotus*, unabhängig von der Temperatur, praktisch stets gleich Null. Bei *Sphaerechinus* beträgt die Prozentzahl der Skelethälften mit Gitterbildung 100, die mittlere Anzahl der echten Brücken gleichlanger Analarmpartien steigt in der Wärme. — Die Bastarde zeigen ein intermediäres Verhalten. Die Temperatur übte in etwa der Hälfte der Versuche überhaupt keinen Einfluß aus. Bei der anderen Hälfte der von mir untersuchten Nachkommenschaften erhöht die Wärme fast stets die Anzahlen der Skelethälften mit unvollkommenen Gitteransätzen (Gabelungen, Verschmelzungen) sowie die mittleren Anzahlen dieser Ansätze, die Kälte dagegen fast nie. Die mittlere Anzahl von echten Brücken und die Anzahl der Skelethälften mit echten Brücken dagegen steigen nahezu ebensooft in der Wärme wie in der Kälte.

Die Anzahl der oralen Scheitelstäbe ist bei beiden Elterarten und bei den Bastarden in weitaus den meisten Fällen von der Temperatur unabhängig. Finden Verschiebungen statt, so ist ihre Richtung von der Eigenart des verwendeten Gametenmaterials (Individualpotenz der Eltertiere) abhängig. —

Die Temperaturversuche führen demnach zu einem etwas anderen Ergebnis, als die Versuche mit den übrigen äußeren Faktoren. Diese stimmten darin überein, daß sie die Mittelwerte für die einzelnen Bastardmerkmale niemals verschoben. Sämtliche Nachkommenschaften erwiesen sich als vollkommen unabhängig von dem Sauerstoffgehalt, der Salzkonzentration und dem Alkalitätsgrad des Seewassers. Ebenso verhielt sich etwa die Hälfte der untersuchten Nachkommenschaften indifferent gegenüber verschiedenen Temperaturen. Bei gewissen Nachkommenschaften aber hatte die Temperatur einen mehr oder weniger deutlichen Einfluß. Die Größe und Richtung der Temperatureinwirkung aber hing von Eigentümlichkeiten des Materiales ab. So konnten die anale Scheitelbalkenlänge, die Häufigkeit der echten Brücken, die Anzahl der analen Wurzeln, der oralen Scheitelstäbe nahezu ebensooft in der Wärme wie auch in der Kälte gesteigert werden. Nur die Länge der Analarme

und die unvollkommenen Ansätze zur Gitterbildung (7, 9) schlugen in der Wärme immer nach ein und derselben Seite aus.

In Herbsts zweiter Vererbungsstudie steht im Mittelpunkt der Erörterung die Frage, wie diese Verschiebung der Zuchtmittelwerte durch die Temperatur vererbungstheoretisch aufzufassen sei (vgl. S. 84). Wenn die Wärme beispielsweise die *Sphaerechinus*-Merkmale einer Zucht steigert, so stellte sich Herbst folgende Frage: Kam die Verschiebung der Mittelwerte dadurch zustande, daß in dem „Anlagengemisch“ des bastardbefruchteten Eies die mütterlichen Determinanten die Oberhand gewannen und väterliche Determinanten unwirksam wurden, oder ist die Verschiebung einfacher zu erklären, indem die mütterliche Komponente durch die Wärme einfach zu stärkerer Tätigkeit angeregt wird, genau wie bei artgleicher Befruchtung auch, ohne daß dabei väterliche Determinanten ausgeschaltet würden? Nur im ersten Falle spricht Herbst von einer wirklichen Verschiebung der Vererbungsrichtung. Wenn die reinen Elterlarven beider Arten in der Wärme in derselben Richtung abgeändert werden wie die Bastarde auch, wenn also die relative Lage des intermediären Bastardmittelwertes zu den beiden Eltermittelwerten bei jeder Temperatur erhalten bleibt, so spricht das im Sinne der letzteren Auffassung. Wird aber beim Vergleich der Wärmemittelwerte von Eltern und Bastarden etwa der Abstand Bastard-*Sphaerechinus* geringer als beim Vergleich der drei Mittelwerte in normaler Temperatur, so müßte eine wahre Verschiebung der Vererbungsrichtung im Sinne Herbsts stattgefunden haben, das Kräfteverhältnis väterlicher und mütterlicher Anlagen im befruchteten Ei wäre in seiner Zusammensetzung wirklich zugunsten der Mutter verschoben worden. Im allgemeinen pflegt nun eine derartige wahre Verschiebung des Kräfteverhältnisses im Anlagenkomplex durch die Temperatur nicht bewirkt zu werden, wie es auch Herbst in seinen Versuchen feststellte. Es geht aus der Zusammenstellung auf S. 107/108 hervor, daß sich die meisten Merkmale bei den Bastarden, wenn überhaupt, so in gleicher Richtung verschieben, wie bei den beiden Elterarten auch; dies gilt für die Länge der analen Armstützen, die Anzahl der Analwurzeln und die Anzahl der oralen Scheitelstäbe. Hier erklärt sich die Verschiedenheit des Ausbildungsgrades eines Merkmals also einfach durch erhöhte oder erniedrigte Tätigkeit einer Anlage bei bestimmter Temperatur, genau wie es bei der reinen Elterzucht der Fall ist. — In zwei Fällen aber könnte das Kräfteverhältnis im Anlagenkomplex durch die Temperatur wirklich verschoben sein, nämlich erstens zugunsten des Vaters, wenn die Anzahl der Analarme mit echten



Brücken bei den Bastarden in der Wärme fällt — bei den *Sphaerechinus-Pluteis* steigt sie stets in der Wärme, bei *Strongylocentrotus* sind bei mir keine vorhanden — zweitens vielleicht zugunsten der Mutter, wenn in der Wärme die Länge des analen Scheitelbalkens abnimmt (bei *Strongylocentrotus* nimmt sie stets zu, bei *Sphaerechinus* bald zu, bald ab). Beide Fälle sind nur selten verwirklicht: die Differenzen im zweiten Falle waren niemals beträchtlich, bei der Brückenverschiebung dagegen in drei Fällen deutlich<sup>1)</sup>:

Zucht und Datum		W	K
13. VII. I <sub>2</sub>	Anzahl der Hälften mit Br	3	26
	M Br	0,03	0,31
26. III. II <sub>1</sub>	Anzahl der Hälften mit Br	3	20
	M Br	0,05	0,41
26. IV. I <sub>2</sub>	Anzahl der Hälften mit Br	18	38
	M Br	0,39	0,98

Soweit ich sehe, scheint also in sehr seltenen Fällen die Temperatur auch unter sonst normalen Verhältnissen die Vererbungsrichtung einer Zucht wirklich verschieben zu können, indem sie im Anlagen-gemisch des befruchteten Eies den väterlichen oder den mütterlichen Komponenten größere Durchschlagskraft verleiht.

## 2. Versuche mit verschiedenem Gametenmaterial desselben Elterpaares unter identischen chemisch-physikalischen Einflüssen des Seewassers.

In allen Versuchen des vorigen Absatzes (S. 61—110) wurde dasselbe Gametenmaterial unter verschiedenen, möglichst vom Normalen abweichenden Bedingungen untersucht. Im vorliegenden Absatze teile ich dagegen Versuche mit, in denen verschiedenes Gametenmaterial unter möglichst gleichen äußeren Bedingungen aufgezogen wurde. Beide Versuchsgruppen haben gemeinsam, daß in jedem Versuche nur Geschwisterzuchten, d. h. Nachkommen desselben Elterpaares,

<sup>1)</sup> Diese Zahlen sind sämtlich Mittelwerte aus je 200 Einzelbeobachtungen.

miteinander verglichen werden. Versuche dieser zweiten Art sind bisher an meinem Objekte noch nicht und auch an anderen Objekten nur selten angestellt worden.

Ich machte in dieser Richtung zwei Arten von Versuchen: Erstens verglich ich Gameten aus verschiedenen Regionen derselben Gonade auf ihre Vererbungsrichtung, Versuche, die ich aus später zu erörternden Gründen „Versuche mit spontanen, mittleren und zurückgehaltenen Gameten“ nenne. Zweitens verglich ich Gameten derselben Gonadenregion desselben Tieres zu verschiedenen Zeitpunkten auf ihre Vererbungsrichtung. Diese Versuche nenne ich „Bohrversuche“.

e) Versuche mit „spontanen“, „mittleren“ und „zurückgehaltenen“ Gameten desselben Elternpaares.

Es handelte sich darum, festzustellen, ob Gameten aus verschiedenen Gonadenregionen desselben Tieres genau die gleiche, oder verschiedene Vererbungsrichtung haben, wenn man die Keime unter möglichst identischen Bedingungen aufzieht.

Es erwies sich dabei als das Einfachste, stets dasselbe Versuchungsverfahren einzuhalten.

So entnahm ich in einer größeren Reihe von Versuchen Gameten des Ausführganges und solche aus den blinden Enden der Terminalschläuche der Gonade, und befruchtete sie getrennt. Die Technik war folgende. Das gut abgespülte Tier wurde aufgeschnitten, gesäubert und mit dem aboralen Pol auf eine Glasschale gesetzt, worauf nicht selten sofort die Ablage der Gameten auf dem natürlichen Wege durch die Ausführgänge begann. Falls sie unterblieb, so war sie durch Anblasen der Gonade mit einer Pipette stets zu erzwingen. Ich ließ auf diese Weise eine nicht zu große Portion Gameten ablegen und hob diese getrennt auf. Ich nenne sie „spontane Gameten“, da sie spontan abgelegt wurden; sie sind in den Tabellen stets mit „sp.“ bezeichnet. Dann blies ich so viel Gameten aus den Gonaden aus, als irgend möglich war, und schnitt darauf die dem Mund zugewendeten Spitzen der Gonaden ab, die dann in Seewasser gründlich ausgebeutelt wurden, bis möglichst wenige oder gar keine Gameten mehr aus ihnen herausquollen; man konnte dann annehmen, daß aus dem großen mittleren Lumen der Gonade, in das sämtliche, blind endigenden Terminalschläuche einmünden, nahezu alle Gameten entleert waren. Die so ausgeleerten Gonadenspitzen übertrug ich in frisches Seewasser und zerzupfte sie in kleine Stücke. Was hierbei zutage kam, wurde als zweite Portion aufgehoben.

Ich bezeichne sie als „zurückgehaltene“ Gameten, in den Tabellen abgekürzt mit „b“. Manchmal konnte beim Zerpfen kein Gametenmaterial mehr gewonnen werden: in diesen Fällen verwendete ich möglichst die Gameten, die zu allerletzt aus der abgeschnittenen Gonadenspitze beim Ausbeuteln herausgequollen waren. Nicht selten wurde zur Kontrolle eine mittlere Portion von Gameten (m) getrennt aufgehoben. Ich muß bemerken, daß ich niemals überflüssig viel Gametenmaterial entnahm, stets nur soviel, als zur Erzielung von etwa 500 bis 1000 gesunden Larven in jeder Zucht voraussichtlich notwendig war; andererseits achtete ich streng darauf, daß die Trennung der verschiedenen Gametenkategorien eine möglichst vollständige sei, insbesondere daß in der Portion b möglichst wenige Gameten dem mittleren gemeinsamen Lumen der Gonade, möglichst viele aber den blinden, feinen Terminalschläuchen entstammten.

Die notwendigen Handgriffe sowie die Expositionszeit bei der Befruchtung, die Zeit, welche die unbefruchteten Gameten im Seewasser verbrachten, die Wasserwechsel usw. wurden bei sämtlichen Zuchten desselben Versuches möglichst übereinstimmend gemacht: selbstverständlich war auch die Temperatur in allen Zuchten desselben Versuches völlig identisch (vergl. S. 16/17) und während der Dauer des Versuches konstant. In der Regel erhielt ich von einem Tierpaare vier Zuchten, indem ich spontane Eier wie zurückgehaltene Eier je mit spontanem und zurückgehaltenem Sperma befruchtete. Hier besteht also ein Versuch zumeist aus vier, unter vollkommen identischen äußeren Bedingungen aufgezogenen Geschwisterzuchten, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden, daß die Geschwistergameten verschiedenen Regionen der Gonade entstammen.

Die Tabelle 8 (S. 114—117) gibt einen Überblick über 10 Versuche (10 Elternpaare) mit insgesamt 67 Einzelzuchten. Um die Genauigkeit zu erhöhen, wurden in vielen Zuchten 100, 150 oder 200 Larven in Gruppen von je 50 gezählt und die erhaltenen Werte untereinander verglichen. Sie stimmten stets so gut überein, daß es eine überflüssige Belastung des Tabellenwerkes bedeutet hätte, sie alle einzeln aufzuführen. Die Tabelle gibt nur die Mittelwerte sämtlicher je 50 bis 200 Larven; die Genauigkeit ist demnach meist erheblich größer als beispielsweise in den Temperaturversuchen. Schon geringere Differenzen zweier Mittelwerte als bei diesen liegen außerhalb der Fehlergrenze.

Die Tabelle wird am zweckmäßigsten in der Weise gelesen, daß man unterscheidet zwischen der größeren oder geringeren Vererbungs-

stärke des ♀ (*Sphaerechinus*) einerseits, andererseits der größeren oder geringeren Durchschlagskraft des ♂ (*Strongylocentrotus*), obwohl dieses Verfahren mehr Einübung erfordert, als der Vergleich auf nichts anderes als den Grad der Mutterähnlichkeit, wie er bei den Versuchen über die äußeren Faktoren stets genügte.

Eine Anzahl weiblicher Gameten, ein Satz von Eiern, vererbt die Artmerkmale stärker, besitzt größere Durchschlagskraft als ein anderer Eisatz, wenn auch kürzer ist, die Anzahlen der Hälften mit mehreren afw, mit  $\gamma$ ,  $\varphi$ , Br und orsch', sowie auch die Mittelwerte  $M\gamma$ ,  $M\varphi$ ,  $MBr$  und  $\Sigma M$  erhöht sind, während die Anzahl der gitterlosen Hälften vermindert ist. Dagegen vererbt eine Anzahl männlicher Gameten, ein Satz von Spermatozoen, die Artmerkmale stärker, m. a. W. besitzt größere Durchschlagskraft als ein anderer, wenn die mittlere Länge der auch größer ist, die Anzahlen der Hälften mit mehreren afw, mit  $\gamma$ ,  $\varphi$ , Br und orsch', sowie die Mittelwerte  $M\gamma$ ,  $M\varphi$ ,  $MBr$  und  $\Sigma M$  vermindert sind, während die Anzahl der gitterlosen Hälften erhöht ist. — Wie immer, stehen vergleichbare, hier also unter identischen Bedingungen gehaltene Geschwisterzuchten zwischen zwei Horizontalstrichen untereinander; die zweite Kolumne gibt an, aus welchem Teil der Gonade die Gameten entnommen sind: „sp“ bedeutet spontan abgesetzte Gameten des Ausführungsganges oder seiner nächsten Umgebung, „b“ bedeutet zurückgehaltene Gameten der vor dem Zerzupfen möglichst gründlich entleerten oralen Gonadenspitzen. Da in der Mehrzahl der Versuche die Befruchtungen nach dem Schema Aa, Ab, Ba, Bb ausgeführt wurden, wie auch in den Versuchen mit je zwei ♂♂ und je zwei ♀♀, die schon im vorigen Absatze mehrfach herangezogen wurden (Befruchtungsschema I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub>, II<sub>2</sub>), so sind auch hier je vier Vergleichen auszuführen: Der Vergleich der ersten mit der dritten Zeile (♀ sp ♂ sp, ♀ b ♂ sp), sowie der zweiten Zeile mit der vierten (♀ sp ♂ b, ♀ b ♂ b) entscheidet darüber, ob spontane Eier, mit identischem Sperma befruchtet (beim ersten Vergleich ♂ sp, beim zweiten ♂ b), gleiche oder andere Durchschlagskraft besitzen, als zurückgehaltene Eier. Der Vergleich der ersten Zeile mit der zweiten (♀ sp ♂ sp, ♀ sp ♂ b), sowie der dritten Zeile mit der vierten (♀ b ♂ sp, ♀ b ♂ b) entscheidet, ob spontane Spermatozoen gleiche oder andere Durchschlagskraft besitzen, als zurückgehaltene Spermatozoen, wenn sie identische Eier (beim ersten Vergleich ♀ sp, beim zweiten ♀ b) befruchten.

Betrachten wir z. B. den Versuch vom 2. II. Der Vergleich von ♀ b ♂ b mit ♀ sp ♂ b ergibt mit Deutlichkeit eine stärkere Durchschlags-

Tabelle 8. Spontane und

			Längen		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
1. II. befr., 8. II. fix.	1 Paar							
14° C								
	♂ sp	♀ sp	10,9	12,3	46	49	4	1
		♀ b	10,8	11,5	46	51	3	—
2. II. befr., 9. II. fix.	1 Paar							
14° C								
	♀ sp	♂ sp	9,0	11,8	12	66	20	2
		♂ b	9,0	12,2	15	80	5	0
	♀ b	♂ b	9,6	12,3	5	71	21	3
6. II. befr., 13. II. fix.	1 Paar							
14° C								
	♀ sp	♂ sp	10,1	10,8	68	32	—	—
	♀ b	♂ sp	9,2	10,7	54	36	10	—
17. II. befr.	I <sub>1</sub> W	♀ sp	10,7	14,2	24	65	11	0
Fix. 22. II. W 23° C		♀ b	10,6	13,9	26	63	10	1
" 2. III.	I <sub>1</sub> K	♀ sp	10,0	10,0	23	69	7	1
K 12—13° C		♀ b	10,8	8,9	28	64	5	3
2 Paare,	I <sub>2</sub> W	♀ sp	10,4	13,5	32	61	7	0
Sperma stets b		♀ b	10,5	13,6	33	60	7	0
	I <sub>2</sub> K	♀ sp	10,3	7,7	27	66	7	0
		♀ b	10,5	8,4	23	72	5	0
	II <sub>1</sub> W	♀ sp	9,8	16,1	38	52	8	2
		♀ b	10,0	15,3	23	57	18	2
	II <sub>1</sub> K	♀ sp	9,9	10,3	45	51	4	0
		♀ b	10,0	8,9	24	68	8	0
	II <sub>2</sub> W	♀ sp	10,0	14,5	28	44	26	1 <sup>1*</sup>
		♀ b	9,9	14,2	25	48	25	1 <sup>1*</sup>
	II <sub>2</sub> K	♀ sp	9,4	10,2	34	57	7	1 <sup>1*</sup>
		♀ b	—	—	—	—	—	—
23. II. befr., 28. II. fix.	1 Paar							
22° C								
	♀ sp	♂ sp	10,8	12,0	23	55	21	1
	♀ sp	♂ b	10,8	12,7	18	69	12	1
Befr. normal	♀ b	♂ sp	10,9	13,4	19	35	45	1
	♀ b	♂ b	10,8	13,1	14	71	14	— <sup>1*</sup>
Eier 1' lang,	♀ sp	♂ sp	10,8	12,9	15	59	24	2
vor Befr. in	♀ sp	♂ b	11,0	12,8	14	70	14	2
Süßwasser	♀ b	♂ sp	11,0	13,2	16	40	39	5
	♀ b	♂ b	10,9	13,0	25	62	13	—

Es wurden untersucht: je 50 Plutei am 12. IV;  
je 100 Plutei am 1. II., 2. II., 5. II., 6. II., 17. II.;

## zurückgehaltene Gameten.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
20	15	10	67	0,21	0,18	0,23	0,62	31	—
20	16	26	57	0,23	0,18	0,61	1,02	27	
34	55	49	10	0,54	1,05	1,90	3,49	11	1 reiner Sph.-Pluteus.
20	31	31	31	0,22	0,65	0,69	1,56	24	—
32	54	47	14	0,35	1,26	1,96	3,57	14	2 reine Sph.-Plutei.
24	10	15	61	0,24	0,20	0,37	0,81	15	—
24	18	34	40	0,28	0,31	1,00	1,59	14	
33	32	25	37	0,46	0,44	0,42	1,34	13	—
38	28	25	36	0,45	0,68	0,52	1,65	18	
13	28	28	40	0,15	0,32	0,62	1,09	10	
9	28	26	42	0,12	0,29	0,54	0,95	28	
62	36	28	20	1,04	0,69	0,63	2,36	10	16 $\Delta$ -Brücken.
41	37	30	31	0,56	0,62	0,70	1,88	12	—
41	6	29	46	0,47	0,07	0,49	1,03	6	—
46	3	29	42	0,53	0,03	0,46	1,02	10	—
46	33	23	30	0,59	0,53	0,51	1,63	10	—
50	47	40	18	0,69	0,92	1,09	2,70	6	
29	25	12	45	0,31	0,29	0,18	0,78	5	
34	28	20	26	0,63	0,32	0,48	1,43	7	
63	48	26	16	1,10	0,93	0,56	2,59	10	* mit 5 afw.
64	50	45	10	1,03	0,86	1,10	2,99	16	—
40	22	30	30	0,45	0,28	0,50	1,23	2	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
56	29	14	28	0,74	0,37	0,25	1,36	35	—
10	12	4	84	0,14	0,13	0,04	0,31	21	—
61	45	40	11	0,84	0,81	0,62	2,27	35	—
47	53	15	20	0,62	0,92	0,20	1,74	34	* mit 7 afw.
57	44	15	24	0,76	0,61	0,19	1,56	35	—
12	16	8	75	0,14	0,22	0,08	0,44	28	
60	50	45	8	0,98	0,85	0,85	2,68	33	
47	39	16	22	0,65	0,66	0,30	1,61	33	

je 150 Plutei am 23. II., 26. II;

je 200 Plutei am 1. III. und in den Wärmezuchten vom 16. IV. und 17. IV., in den Kältezuchten je 50.



## Fortsetzung der

			Längen		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
26. II. befr., 3. III. fix. 1 Paar, Befr. 20° C normal		♀ sp ♂ sp	10,3	14,6	8	68	22	2
		♀ sp ♂ b	10,6	14,1	9	63	27	1
		♀ b ♂ sp	10,4	14,8	4	68	25	3
		♀ b ♂ b	10,2	14,9	12	62	23	2 <sup>1*</sup>
	Eier vor. Befr. 3' in Süßwasser	♀ sp ♂ sp	10,3	14,3	17	64	19	0
		♀ sp ♂ b	10,2	14,3	13	61	25	1
		♀ b ♂ sp	10,4	13,6	7	67	25	1
		♀ b ♂ b	10,5	14,9	9	74	17	0
	1. III. befr., 6. III. fix. 1 Paar 17° C	♀ sp ♂ sp	10,6	14,2	35	62	3	0
		♀ sp ♂ b	10,4	13,6	25	68	6	1
		♀ b ♂ sp	10,3	13,8	20	62	15	3
		♀ b ♂ b	10,0	14,0	12	59	25	4
13. IV. befr., 20. IV. fix. 1 Paar 17° C		♀ sp ♂ sp	11,2	13,4	30	32	29	7 <sup>3*</sup>
		♀ sp ♂ b	12,0	14,2	45	40	14	1
		♀ b ♂ sp	11,6	13,8	20	30	35	12 <sup>3</sup>
		♀ b ♂ b	11,7	14,4	42	46	10	2
16. IV. befr. Fix. 20. IV., W 22° C, W „ 25. IV., K 13° C, 1 Paar		♀ sp ♂ sp	10,5	12,7	14	64	21	1
		♀ sp ♂ b	10,2	12,8	13	64	23	0
		♀ b ♂ sp	10,1	12,2	34	50	16	0
		♀ b ♂ b	10,4	14,7	27	56	17	0
	K	♀ sp ♂ sp	10,5	11,7	11	66	22	1
		♀ sp ♂ b	10,5	11,5	10	68	21	1
		♀ b ♂ sp	10,4	10,9	25	63	12	0
		♀ b ♂ b	10,1	10,4	22	63	14	1
		♀ sp ♂ sp	10,8	13,9	38	54	8	0
		♀ sp ♂ b	11,0	13,5	49	49	2	0
		♀ b ♂ sp	10,7	13,5	45	47	8	0
		♀ b ♂ b	10,9	13,8	59	39	2	0
17. IV. befr. Fix. 21. IV., W 22° C, W „ 26. IV., K 13° C, 1 Paar		♀ sp ♂ sp	11,7	14,0	26	61	13	0
		♀ sp ♂ b	11,9	13,5	34	62	4	0
		♀ b ♂ sp	11,9	12,7	39	53	8	0
		♀ b ♂ b	11,8	12,2	49	48	3	0
	W K Bl I	♀ sp ♂ sp	11,4	14,0	26	62	12	0
		♀ sp ♂ b	11,7	13,5	36	61	3	0
		♀ b ♂ sp	11,6	12,8	42	51	7	0
		♀ b ♂ b	11,5	13,0	55	41	4	0
	K	♀ sp ♂ sp	11,4	14,0	26	62	12	0
		♀ sp ♂ b	11,7	13,5	36	61	3	0
		♀ b ♂ sp	11,6	12,8	42	51	7	0
		♀ b ♂ b	11,5	13,0	55	41	4	0

Tabelle 8.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma M$	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
40	49	41	9	0,85	1,02	0,87	2,74	17	* mit 5 afw.
55	54	50	7	1,18	1,00	1,24	3,42	15	
11	45	9	42	0,11	0,83	0,17	1,11	15	
25	48	20	30	0,27	1,12	0,58	1,97	19	
47	43	50	6	1,03	1,01	1,27	3,31	19	—
50	48	56	0	1,09	1,10	1,56	3,75	13	
15	50	12	37	0,15	0,89	0,27	1,31	26	
16	60	20	24	0,16	1,17	0,42	1,75	20	
20	33	19	43	0,26	0,59	0,37	1,22	18	—
31	42	30	21	0,60	0,75	0,69	2,04	15	
40	52	40	15	0,64	1,05	0,86	2,55	12	
39	60	52	8	0,82	1,54	1,20	3,56	14	
24	51	32	18	0,53	1,03	0,70	2,26	12	* mit 5 afw.
15	32	17	43	0,18	0,50	0,32	1,00	14	
22	45	43	10	0,45	0,86	1,02	2,33	18	
22	33	10	42	0,42	0,78	0,27	1,47	17	
28	73	50	18	0,28	1,80	1,59	3,67	6	6 $\Delta$ -Stäbe; bis 13 Br.
17	47	19	37	0,18	1,18	0,39	1,75	7	
8	14	6	75	0,08	0,25	0,14	0,47	8	
7	14	4	79	0,07	0,22	0,10	0,39	7	
26	70	34	20	0,28	1,69	0,92	2,89	12	—
7	47	10	44	0,07	0,95	0,16	1,18	9	
8	13	5	77	0,08	0,23	0,09	0,40	9	
5	10	7	79	0,05	0,16	0,12	0,33	8	
35	32	27	39	0,41	0,64	0,78	1,83	34	—
24	31	10	50	0,28	0,43	0,19	0,90	11	
12	19	6	70	0,12	0,32	0,11	0,55	17	
11	12	1	80	0,11	0,20	0,02	0,33	11	
31	39	32	30	0,33	0,96	0,75	2,04	20	—
21	27	11	51	0,21	0,46	0,17	0,84	18	
9	13	6	74	0,10	0,25	0,16	0,51	15	
13	13	7	73	0,14	0,23	0,13	0,50	21	
31	36	27	40	0,44	0,77	0,77	1,98	25	—
22	23	5	59	0,22	0,55	0,10	0,87	22	
15	18	9	65	0,15	0,30	0,16	0,61	12	
10	9	3	79	0,10	0,15	0,05	0,30	11	

kraft der zurückgehaltenen Eier, verglichen mit den spontanen: bei den zurückgehaltenen Eiern sind die Anzahlen 1afw, 2afw vermindert, 3afw, 4afw aber erhöht, d. h. das Mittel nach rechts verschoben, was ja stets ein Kennzeichen für größere Mutterähnlichkeit ist. Erhöht sind auch die Anzahlen der Hälften mit Ansätzen zur Gitterbildung ( $\gamma 20 \rightarrow 32$ ,  $\varphi 31 \rightarrow 54$ , Br31  $\rightarrow 47$ ) und die Mittelwerte  $M\gamma$  (0,22  $\rightarrow$  0,35),  $M\varphi$  (0,65  $\rightarrow$  1,26), MBr (0,69  $\rightarrow$  1,96),  $\Sigma M$  (1,56  $\rightarrow$  3,57). Die Differenzen liegen erstens alle außerhalb der Fehlergrenzen und sind zweitens sämtlich gleichsinnig. Die Anzahl der gitterlosen Hälften vermindert sich naturgemäß bei den zurückgehaltenen Eiern (31  $\rightarrow$  14). Dagegen sind die Länge der analen Scheitelbalken und die Anzahl oraler Scheitelstäbe umgekehrt bei den spontanen Eiern mütterlicher, doch sind diese Differenzen gering (9,0  $\rightarrow$  9,6, 24  $\rightarrow$  14). Die wesentlichen drei Merkmalsgruppen zeigen jedenfalls auf das deutlichste, daß hier die zurückgehaltenen Eier die mütterlichen Merkmale stärker vererben, als die spontanen. Im gleichen Sinne spricht das Auftreten zweier reiner *Sphaer*-Plutei in der Zucht  $\varnothing b$ , während sich aus den spontan abgelegten Schwestereiern keine reine *Sphaer*-Larve entwickelte.

Vergleicht man nun im gleichen Versuche die beiden Zuchten  $\varnothing sp \sigma b$  und  $\varnothing sp \sigma sp$  miteinander, so vererben wiederum die zurückgehaltenen Spermatozoen die väterlichen Eigenschaften in stärkerem Maße, als die spontanen Spermatozoen es tun. Denn in der Zucht  $\varnothing sp \sigma b$  sind weniger Hälften mit 3 und 4afw, mehr mit 1 und 2afw, weniger Hälften mit  $\gamma$ ,  $\varphi$ , Br vorhanden als in  $\varnothing sp \sigma sp$ , auch die Mittelwerte  $M\gamma$  (0,22  $\rightarrow$  0,54),  $M\varphi$  (0,65  $\rightarrow$  1,05), MBr (0,69  $\rightarrow$  1,90),  $\Sigma M$  (1,56  $\rightarrow$  3,49) sind sämtlich kleiner in der Zucht mit zurückgehaltenem Sperma: diese ist also väterlicher. Die oralen Scheitelstäbe freilich verhalten sich wiederum gerade umgekehrt. Endlich tritt auch hier in der Zucht aus dem schwächer vererbenden Sperma ( $\sigma sp$ ) eine rein mütterliche Larve auf, während in der Vergleichszucht eine solche vermißt wird.

In diesem Versuch überträgt also das zurückgehaltene Ei die mütterlichen, das zurückgehaltene Spermatozoon die väterlichen Merkmale in stärkerem Grade, als die spontanen Gameten es tun: d. h. die Durchschlagskraft der zurückgehaltenen Gameten ist in beiden Geschlechtern erhöht. Dies Verhalten bildet nun durchaus nicht die Regel, wie die Gesamtheit der Versuche lehrt. Bald besitzen nämlich die spontanen Gameten, bald die zurückgehaltenen Gameten die größere Durchschlagskraft, bald unterscheiden sich die spontanen und zurückgehaltenen Ga-

Tabelle 8a.

Datum der Be- fruchtung	♂ oder ♀	Anzahl aufw	Anzahl der Hälften mit			Gewonnen durch Vergleich folgender Zuchten
			γ	φ	Br	
1. II.	♀ b	=	=	=	+	—
2. II.	♂ b	+	+	+	+	♀ sp ♂ b, ♀ sp ♂ sp
	♀ b	+	+	+	+	♀ b ♂ b, ♀ sp ♂ b
6. II.	♀ b	+	=	+?	+	—
17. II.	♀ I b	= =	= =	= =	= =	I <sub>1</sub> W, I <sub>1</sub> K
		= =	= =	= =	= =	I <sub>2</sub> W, I <sub>2</sub> K
	♀ II b	+ + =	= = =	+ = =	+ + +	II <sub>1</sub> W, II <sub>1</sub> K II <sub>2</sub> W
23. II.	♀ b	+ =	= +	+ +	+ +	norm.: 1:3, 2:4 <sup>1)</sup>
		+ =	= +	+ +	+ +	Süßw.: 1:3, 2:4
	♂ b	+ +	+ +	+ -?	+ +	norm.: 1:2, 3:4
26. II.	♀ b	+ +	+ +	+ +	+ +	Süßw.: 1:2, 3:4
		+ +	+ +	+ +	+ +	
	♂ b	= =	- -	= -?	- -	norm.: 1:3, 2:4
1. III.	♀ b	= =	- -	+? +	- -	Süßw.: 1:3, 2:4
		= =	- -	+? +	- -	
	♂ b	= =	- -	-? =	- -	norm.: 1:2, 3:4
13. IV.	♀ b	= +	= =	= -	- -	Süßw.: 1:2, 3:4
		= +	= =	= -	- -	
	♂ b	+ +	+ +	+ +	+ +	1:3, 2:4
16. IV.	♀ b	+ +	+ +	+ +	+ +	1:2, 3:4
		+ +	+ +	+ +	+ +	
	♂ b	- -	- -	- -	- -	W 1:3, 2:4
17. IV.	♀ b	- -	- -	- -	- -	K 1:3, 2:4
		- -	- -	- -	- -	
	♂ b	= -?	+ =	+ =	+ =	W 1:2, 3:4
1. III.	♀ b	= =	+ =	+ =	+ =	K 1:2, 3:4
		= =	+ =	+ =	+ =	
	♂ b	+ +	+ +	+ +	+ +	W } WK } 1:3, 2:4 K }
13. IV.	♀ b	+ +	+ +	+ +	+ +	W } WK } 1:2, 3:4 K }
		+ +	+ +	+ +	+ +	
	♂ b	+ +	+ +	+ +	+ +	

<sup>1)</sup> Hier wie im folgenden bedeutet stets 1 = ♀ sp ♂ sp, 2 = ♀ sp ♂ b,  
3 = ♀ b ♂ sp, 4 = ♀ b ♂ b.

meten überhaupt nicht. Ob aber das eine oder das andere der Fall ist, hängt offenbar nur von der Wahl der Elterntiere ab, wie sich mit Deutlichkeit aus dem Vergleich solcher Versuche ergibt, die bei gleicher Temperatur und überhaupt gleicher Versuchsanordnung, in Seewasser aus demselben Schöpfgefäß usw., im Zeitraum von wenigen Tagen angestellt wurden und doch sehr verschiedene Ergebnisse hatten.

Die vorstehende tabellarische Übersicht (8a, S. 119) mag das Gesagte veranschaulichen. Ich habe für jeden Versuch der Tabelle 8 (S. 114—117), und zwar getrennt für Eier (♀) und für Spermatozoen (♂), stärkere Durchschlagskraft der zurückgehaltenen Gameten mit +, schwächere Durchschlagskraft derselben (d. h. stärkere Durchschlagskraft der spontanen Gameten) mit — bezeichnet, wenn die Differenzen der Prozentzahlen von Skeletthälften (mit afw.  $\gamma$ ,  $q$ , Br) in den Vergleichszuchten (die in der letzten Kolonne angegeben sind), bei Berücksichtigung der Anzahl untersuchter Larven, außerhalb der Fehlergrenzen lagen. Lagen die Differenzen innerhalb der Fehlergrenzen, so setzte ich Gleichheitszeichen. So ergab sich die umstehende Tabelle 8a.

Addiert man nun in der Tabelle 8a, getrennt für die Eier und die Spermatozoen, die einzelnen Vorzeichen, so lassen sich die Versuchsergebnisse in folgender Gestalt aussprechen:

Tabelle 8b.

		Anzahl afw	$\gamma$	$\varphi$	Br
Die Durchschlagskraft zurückgehaltener Eier war im Vergleich zu der- jenigen spontaner Eier	geringer	10	13	10 + 1?	13 mal
	gleich	13	12 + 1?	9 + 1?	5 + 1? mal
	größer	9	6	9 + 2?	13 mal
Die Durchschlagskraft zurückgehaltener Sper- matozoen war im Vergleich zu derjenigen spontaner Sper- matozoen	geringer	2 + 1?	3	3 + 2?	6 mal
	gleich	6	8	6	3 „
	größer	14	12	12	14 „

Nach diesen Befunden muß es als sicher angesehen werden, daß die zurückgehaltenen Gameten bald stärkere, bald gleich starke, bald schwächere Vererbungskraft haben als die spontanen Gameten desselben Tieres. Denn sowohl bei den Eiern, wie bei den Spermatozoen finden sich für sämtliche Fälle Belege,

wobei die Mehrzahl der Differenzen weit außerhalb der Fehlergrenzen liegt; nur die wenigen mit Fragezeichen angemerkten Fälle waren unsicher. Um nun mit Sicherheit zu entscheiden, ob das eine oder das andere Verhalten häufiger ist, erscheint mir die Anzahl der angestellten Versuche nicht auszureichen. Immerhin darf es wohl als einigermaßen wahrscheinlich gelten, daß ♀♀ der drei möglichen Kategorien (zurückgehaltene Eier stärker, gleich stark, schwächer als spontane) etwa gleich häufig sind: bei den ♂♂ sieht es so aus, als ob Individuen, bei denen die zurückgehaltenen Spermatozoen ihre Artmerkmale stärker vererben, etwas häufiger seien als Tiere, deren zurückgehaltene Spermatozoen schwächer vererben. Doch wäre es voreilig, dies für einen sicheren Befund zu halten, da nur 7 ♂♂ zur Entscheidung der Frage in Betracht kommen.

Wie die Tabelle 8a deutlich zeigt, verhalten sich in der Regel die verschiedenen Merkmale übereinstimmend: wenn die Anzahl der Analwurzeln bei den zurückgehaltenen Eiern größer ist, so sind auch die Ansätze zur Gitterbildung bei ihnen häufiger usw. Gelegentlich findet man = und + oder = und — in einer Zeile nebeneinander, was jedoch nur besagt, daß die Differenzen der verschiedenen Merkmale bei Geschwisterzuchten bald größer, bald geringer, nicht aber notwendigerweise auch entgegengesetzten Sinnes waren. Differenzen sicher entgegengesetzten Sinnes, also + und — in derselben Zeile, finden sich nur 3mal, wenn ich von zwei weiteren Fällen absehe, wo vielleicht eine der fraglichen Differenzen innerhalb der Fehlergrenze liegt. Es besteht also eine ziemlich gute Korrelation zwischen den einzelnen Merkmalen: sie wurde vermißt nur in 3 bis 5 von 18 Fällen<sup>1)</sup>.

Nicht ohne Bedeutung ist ferner der Hinweis darauf, daß die Fälle, in denen spontane und zurückgehaltene Gameten die Artmerkmale verschieden stark vererben, ungleich häufiger sind als solche mit gleicher Vererbungskraft: nur in 65 von 220 Fällen waren die Durchschlagskräfte gleich stark, in 155 dagegen von deutlich verschiedener Stärke.

Endlich soll noch der Gesundheitszustand und die Wachstumsintensität der Larven besprochen werden. Schon die Längenmaße der

<sup>1)</sup> Für die in diese Tabelle nicht aufgenommenen Längen der analen Scheitelsbalken (asch) und Anzahlen der oralen Scheitelsbalken (orsch') war die Korrelation erheblich schlechter. Die Mittelwerte  $M_{\gamma}$ ,  $M_{\varphi}$ ,  $M_{Br}$  und  $\Sigma M$  dagegen verhalten sich ebenso wie die Prozentzahlen von Skeletthälften mit  $\gamma$ ,  $\varphi$ ,  $Br$ ; ich wählte sie nur deshalb nicht zur tabellarischen Übersicht 8a, weil sich ihre Fehlergrenzen schwieriger berechnen lassen als die der Prozentzahlen von Skeletthälften.



Tabelle 8 zeigen durch ihre große Einförmigkeit innerhalb jedes Satzes von Vergleichszuchten, daß die Wachstumsgrößen vom Orte der Gonade, dem die Gameten entnommen wurden, unabhängig sind. Die größte beobachtete Differenz für af unter vergleichbaren Zuchten beträgt 2,5 (16. IV. W), es folgen je einmal 2,0, 1,9, 1,8, zweimal 1,4, dreimal 1,3, einmal 1,2, zweimal 1,1: alle übrigen Differenzen sind kleiner als 1,0, und sämtliche Verschiebungen sind durchaus ungleichsinnig. Ebenso stimmten auch die Anzahlen nicht registrierbarer Larven auf 100 registrierte Plutei recht gut überein. Ich habe diese Zahlen nur aus dem Grunde nicht mit in die Tabellen aufgenommen, weil in den meisten Fällen alle Plutei untersucht werden konnten, so daß die betreffende Zahl gewöhnlich = 0 war. Nur in 4 Versuchen traten nichtuntersuchbare Larven auf; die größte Differenzzahl nichtgebuchter Larven war 14, dazu waren die Differenzen ungleichsinnig. — Demnach sind alle Geschwisterlarven eines Elternpaares im Durchschnitt gleich gesund und gleich gut oder schlecht gewachsen, ob sie nun aus spontanen, zurückgehaltenen oder aus mittleren Gameten — von welchen im folgenden die Rede sein wird — hervorgegangen sind.

Das Gesamtergebnis der Zuchtversuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten desselben Elternpaares ist also folgendes: Bei gewissen Individuen, sei es von *Strongylocentrotus* oder *Sphaerechinus*, vererben spontane wie zurückgehaltene Gameten die Artmerkmale gleichstark. Bei anderen Tieren vererben die spontanen Gameten, bei wieder anderen umgekehrt die zurückgehaltenen Gameten die Arteigenschaften stärker, besitzen mit anderen Worten größere Durchschlagskraft als die Gameten des entgegengesetzten Gonadenpoles.

Aus verschiedenen Gründen war es nun von Wichtigkeit, neben den spontanen und zurückgehaltenen Gameten, die auch noch in anderen Hinsichten außer der Lage an den beiden Polen der Gonade Extreme darstellen — wie in den Abschnitten D und E näher ausgeführt wird —, auch noch Gameten aus mittleren Regionen der Gonade vergleichsweise heranzuziehen.

Nachdem das aufgeschnittene Versuchstier auf dem natürlichen Wege spontane Gameten abgegeben hatte, die getrennt aufgehoben wurden, blies ich die Gonade eine Zeitlang an und setzte das Tier, wenn etwa die Hälfte des zu erwartenden Gametenmaterials abgelegt worden war, auf ein neues Gefäß, wo dann unter weiterem Anblasen „mittlere Gameten“ abgelegt wurden, die ich in den Tabellen mit „m“

bezeichne. Darauf wurden dann in der auf S. 111–112 geschilderten Weise endlich auch zurückgehaltene Gameten gewonnen, und entweder alle drei Gametensätze mit gleichwertigem Gametenmaterial des anderen Geschlechtes befruchtet oder auch andere Befruchtungskombinationen ausgeführt, wie aus der ersten Kolumne ersichtlich ist. Auch hier wurde natürlich mit der gleichen Vorsicht wie in den Versuchen der Tabelle 8 auf möglichste Gleichheit der Zuchtbedingungen, sowie der Gametenbehandlung vor und bei der Befruchtung geachtet.

Die Zuchtergebnisse aus 7 Versuchen (7 Elterpaare) mit insgesamt 30 Einzelzuchten sind in der Tabelle 9 (S. 124–125) zusammengestellt.

Die Vergleichszuchten, die nur aus spontanen und zurückgehaltenen Gameten erzüchtet wurden, sind zumeist in der Tabelle 8 auch schon enthalten und hier nur noch einmal zum bequemeren Vergleiche abgedruckt.

Die ersten 5 Versuche der Tabelle 9 gehören zu der Gruppe, in welcher spontane und zurückgehaltene Gameten verschieden starke Vererbungstendenzen hatten, wie es sich aus der Tabelle 9 selbst oder noch einfacher aus den gleichdatierten Versuchen der Tabelle 8a herauslesen läßt (Befruchtungen vom 2. II., 6. II., 13. IV., 26. II., 1. III.). In den ersten drei dieser 5 Versuche (2. II., 6. II., 13. IV.) liegen die Mittelwerte der Zucht aus mittleren Gameten fast durchweg zwischen den Mittelwerten der Zuchten aus zurückgehaltenen und spontanen Gameten. Berücksichtigt man, daß von allen diesen Zuchten nur je 100 Plutei (200 Skeletthälften) untersucht wurden, so ist die genannte Beziehung als recht deutlich erfüllt zu betrachten. Im ersten Versuche (2. II.) liegen sämtliche Werte von  $\sigma^m$  zwischen den Werten von  $\sigma^{sp}$  und  $\sigma^b$ ; im zweiten Versuche (6. II.) fallen zwei Werte der Zeile  $\varnothing^m$ , nämlich Anz. 2afw,  $M_7$  um unbedeutende Beträge heraus, im dritten Versuche (13. IV.) scheinen die folgenden vier Zahlen nicht gut zu stimmen:  $\varnothing^m$   $\sigma^{sp}$  Anz. 7, infolgedessen auch  $M_7$ , sowie MBr und  $\Sigma M$ ; ferner  $\varnothing^b$   $\sigma^m$  Anz. 7 sowie Anz. 7 und infolgedessen auch  $M_7$  und  $M_9$ . Im ganzen stimmen also von den  $6 \times 12 = 72$  Beziehungen nur 10 nicht deutlich zu dem Gesagten, aber auch diese wenigen Abweichungen sind sämtlich nur relativ unbeträchtlich, und der größere Teil von ihnen liegt sicher innerhalb der Fehlergrenzen. —

In den beiden weiteren Versuchen vom 26. II. und 1. III., die, wie gesagt, ebenfalls deutliche Vererbungs-differenzen der spontanen und zurückgehaltenen Gameten aufwiesen, habe ich, um den Überblick zu vereinfachen, die je vier Zuchten spsp., spb., bsp., bb der Tabelle 8 zu arithmetischen Mittelwerten vereinigt und die Werte der Zuchten aus

Tabelle 9. Spontane, mittlere

			Längen		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
2. II., 9. II. 1 Paar 14° C	♀ sp	$\left\{ \begin{array}{l} \text{♂ sp} \\ \text{♂ m} \\ \text{♂ b} \end{array} \right.$	9,0 9,0 9,0	11,8 11,9 12,2	12 13 15	66 69 80	20 17 5	2 1 0
6. II., 13. II. 1 Paar 14° C	♀ sp ♀ m ♀ b	$\left\{ \begin{array}{l} \text{♂ sp} \\ \text{♂ m} \\ \text{♂ b} \end{array} \right.$	10,1 10,0 9,2	10,8 11,4 10,7	68 56 54	32 43 36	— 1 10	— — —
13. IV., 20. IV. 17° C	♀ sp ♀ m ♀ b	$\left\{ \begin{array}{l} \text{♂ sp} \\ \text{♂ m} \\ \text{♂ b} \end{array} \right.$	11,2 11,1 11,6	13,4 13,6 13,8	30 20 20	32 33 30	29 34 35	7 <sup>2</sup> 10 <sup>3</sup> 12 <sup>3</sup>
	♀ sp ♀ m ♀ b	$\left\{ \begin{array}{l} \text{♂ sp} \\ \text{♂ m} \\ \text{♂ b} \end{array} \right.$	12,0 12,2 11,7	14,2 14,0 14,4	45 47 42	40 45 46	14 8 10	1 0 2
	♀ sp ♀ m ♀ b	$\left\{ \begin{array}{l} \text{♂ sp} \\ \text{♂ m} \\ \text{♂ b} \end{array} \right.$	11,2 11,8 12,0	13,4 14,1 14,2	30 33 45	32 40 40	29 24 14	7 <sup>2</sup> 3 1
	♀ b	$\left\{ \begin{array}{l} \text{♂ sp} \\ \text{♂ m} \\ \text{♂ b} \end{array} \right.$	11,6 11,6 11,7	13,8 14,2 14,4	20 30 42	30 46 46	35 14 10	12 <sup>3</sup> 10 2
26. II., 3. III. Befr. norm. 20° C	arithmet. Mittel aus den 4 Zuchten (Tab. 8)		10,4	14,6	8	66	24	2
	♀ m	♂ m	10,4	14,5	10	65	23	2
Eier vor Befr. 3' in Süßwasser	arithmet. Mittel der 4 Zuchten (Tab. 8)		10,35	14,28	11,5	66,5	21,5	0,5
	♀ m	♂ m	10,4	14,4	9	62	26	3
1. III. 6. III. 1 Paar 17° C	arithmet. Mittel aus den 4 Zuchten (Tab. 8)		10,3	13,9	23	63	12	2
	♀ m	♂ m	10,4	14,0	26	59	13	2
1. II., 8. II. 14° C	♂ sp	$\left\{ \begin{array}{l} \text{♀ sp} \\ \text{♀ m} \\ \text{♀ b} \end{array} \right.$	10,9 10,8 10,8	12,3 11,9 11,5	46 47 46	49 48 51	4 5 3	1 — —
5. II., 12. II. 14° C	1 Paar ♀ sp ♀ m ♀ b	♂ sp ♂ m ♂ b	10,0 10,1 10,6	10,7 10,7 10,6	19 18 18	68 72 73	13 10 9	— — —

## und zurückgehaltene Gameten.

Anzahl d. Hälften mit			Gitter- lose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	An- zahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
34	55	49	10	0,54	1,05	1,90	3,49	11	1 reiner <i>Sph.-Pl.</i>
27	40	43	20	0,29	0,85	1,38	2,52	10	—
20	31	31	31	0,22	0,65	0,69	1,56	24	100 Plutei
24	10	15	61	0,24	0,20	0,37	0,81	15	100 Plutei
25	10	27	50	0,37	0,20	0,58	1,15	7	"
24	18	34	40	0,28	0,31	1,00	1,59	14	"
24	51	32	18	0,53	1,03	0,70	2,26	12	100 Plutei
29	44	40	16	0,72	0,93	1,11	2,76	13	"
22	45	43	10	0,45	0,86	1,02	2,33	18	"
15	32	17	43	0,18	0,50	0,32	1,00	14	100 Plutei
20	30	15	40	0,31	0,59	0,33	1,23	17	"
22	33	10	42	0,42	0,78	0,27	1,47	17	"
24	51	32	18	0,53	1,03	0,70	2,26	12	100 Plutei
14	40	30	25	0,20	0,86	0,65	1,71	14	"
15	32	17	43	0,18	0,50	0,32	1,00	14	"
22	45	43	10	0,45	0,86	1,02	2,33	18	100 Plutei
29	50	20	30	0,52	1,02	0,46	2,00	15	"
22	33	10	42	0,42	0,78	0,27	1,47	17	"
33	49	30	22	0,60	0,99	0,72	2,31	17	600 Plutei
32	48	30	24	0,62	1,07	0,49	2,18	16	300 "
32	50	34,5	16,75	0,61	1,04	0,88	2,53	19,5	600 Plutei
34	50	40	19	0,81	1,17	0,60	2,58	20	150 "
32	47	35	22	0,58	0,98	0,78	2,34	15	800 Plutei
28	50	35	14	0,52	1,08	0,85	2,45	16	200 "
20	15	10	67	0,21	0,18	0,23	0,62	31	je 100 Plutei
19	18	16	63	0,19	0,20	0,32	0,71	28	—
20	16	26	57	0,23	0,18	0,61	1,02	27	—
15	11	16	64	0,15	0,19	0,28	0,62	10	—
12	13	17	60	0,18	0,18	0,30	0,66	5	
14	14	19	58	0,21	0,20	0,36	0,77	11	

mittleren Eiern, mit mittlerem Sperma befruchtet, daruntergesetzt. Hier wurden bedeutend mehr Plutei untersucht: die Fehlergrenzen liegen also enger beieinander als in den vorigen Versuchen. Es zeigt sich nun eine teilweise außerordentlich genaue Übereinstimmung der arithmetischen Mittelwerte aus den je 4 Zuchten sp p, sp b, b sp, b b einerseits, andererseits der Zuchten aus mittleren Eiern und mittlerem Sperma der gleichen Elterntiere. Die beiden größten überhaupt beobachteten Differenzen beziehen sich beide auf MBr 26. II.: 0,72 gegen 0,49 und 0,88 gegen 0,60; da aber die Prozentzahlen der Skeletthälften mit Brücken bedeutend besser übereinstimmen ( $30 = 30$ ,  $34,5 = 40$ ), so ist wohl auch diesen beiden an sich recht unerheblichen Differenzen kein Wert beizumessen.

Von den beiden Versuchen (1. II., 17. II.) der Tabelle 8a, in denen spontane und zurückgehaltene Gameten, nicht wie in den vorigen 5 Versuchen verschiedene, sondern vielmehr gleiche Durchschlagkraft besaßen, habe ich leider nur den einen auch mit mittleren Gameten ausgeführt (1. II. ♀ m). Hier stimmen die Werte der mittleren Zucht mit den untereinander übereinstimmenden Werten der beiden extremen Zuchten (♂ sp und ♀ b) ganz auffallend genau überein; mit alleiniger Ausnahme der Brücken; gerade diese aber gehören in die vorige Kategorie, denn die Zucht ♀ b hatte deren mehr als die Zucht ♀ sp, und die Brückenanzahl wie auch MBr der Zucht ♀ m stehen dementsprechend, wie stets in der vorigen Versuchsgruppe, in der Mitte: Anz. Br =  $10 : 16 : 26$ , MBr =  $0,23 : 0,32 : 0,61$ ,  $\Sigma M = 0,62 : 0,71 : 1,02$ .

So bleibt endlich noch ein Versuch vom 5. II. zu besprechen, in dem drei Geschwisterzuchten mit jedesmal gleichnamigen Gameten angelegt wurden: sp sp, m m, b b. Die entsprechenden Zuchtwerte stimmen untereinander vollkommen überein. Leider waren zwei weitere Zuchten ♀ sp ♂ b und ♀ b ♂ sp zu arm, um die Untersuchung von 100 Plutei zu gestatten; ich konnte sie deshalb nicht mit in die Tabelle aufnehmen. Sie zeigten beide mit Wahrscheinlichkeit starke Abweichungen von den drei übrigen Zuchten, und zwar war ♀ sp ♂ b *Strongylocentrotus*-ähnlicher, die Zucht ♀ b ♂ sp *Sphaerechinus*-ähnlicher als die übrigen drei. So lag hier das Bild wahrscheinlich ebenso wie Anfang Februar zumeist: Zurückgehaltene Gameten vererbten in beiden Geschlechtern stärker als spontane: um so bemerkenswerter ist der Befund, daß die drei Zuchten sp sp, m m, b b untereinander ähnliche Werte lieferten, die sämtlich zwischen denen der beiden abweichenden Zuchten ♀ sp ♂ b und ♀ b ♂ sp die Mitte hielten.

Das Ergebnis der Versuche mit mittleren Gameten läßt sich in folgender Weise zusammenfassen:

Bei denjenigen Elterpaaren, wo spontane und zurückgehaltene Gameten deutlich verschieden vererbten, steht die Durchschlagskraft mittlerer Gameten in der Mitte zwischen den Durchschlagskräften spontaner und zurückgehaltener Gameten desselben Tieres; demzufolge stimmen auch die arithmetischen Mittelwerte der je vier Zuchten mit extremen Gameten  $\left( \frac{\text{sp sp} + \text{sp b} + \text{bsp} + \text{b b}}{4} \right)$  überein mit den Zuchtwerten von mm desselben Elterpaares. — Bei einem Elterpaar, dessen spontane und zurückgehaltene Gameten wahrscheinlich ebenfalls die Artmerkmale verschieden stark vererbten (5. II.), hatten Zuchten aus gleichnamigen Gameten (sp sp, mm, bb) untereinander gleiche Zuchtwerte, die zwischen denen von ♀ sp ♂ b und ♀ b ♂ sp in der Mitte lagen. — In einem Falle (1. II.), wo spontane und zurückgehaltene Gameten gewisse Merkmale gleich stark vererbten, verhielten sich die mittleren Gameten genau ebenso, während sie hinsichtlich eines anderen Merkmales, das von spontanen und zurückgehaltenen Gameten in verschiedener Stärke vererbt wurde, der oben gegebenen Regel folgten, d. h. mittlere Zuchtwerte lieferten. — Zwischen den Ansätzen zur Gitterbildung und den Anzahlen der Analarmwurzeln bestand eine gute Korrelation: nur in drei bis fünf von 18 Fällen wurden sie nicht gemeinsam verschoben, in allen übrigen Fällen war die Veränderung des einen Merkmales von einer gleichsinnigen Veränderung des anderen Merkmales begleitet. — Larven desselben Elterpaares sind gleich gesund und gleich stark gewachsen, mögen sie nun vorwiegend von spontanen, von mittleren oder von zurückgehaltenen Gameten abstammen.

#### f) Bohrversuche.

Wie aus den Versuchen des vorigen Abschnittes (e) hervorging, können Gameten desselben Tieres, die gleichzeitig der Gonade entnommen werden, verschiedene Vererbungstendenzen haben, wenn sie aus verschiedenen Gonadenregionen desselben Eltertieres stammen. In diesem Abschnitte soll nun, an der Hand der letzten Gruppe der Versuche mit gleichelterigen Nachkommen, gerade das Umgekehrte unter-



sucht werden, nämlich wie sich Geschwistergameten verhalten, die derselben Gonadenregion zu verschiedenen Zeiten entnommen werden. Die Frage dieses Absatzes lautet demnach: Behalten gleichnamige Gameten, d. h. Gameten aus derselben Gonadenregion, mit zunehmendem Alter ihre Vererbungstendenzen bei oder verändern sie sie?

Ich bemühte mich zu diesem Zwecke, dasselbe Elterpaar mehrmals nacheinander zu bastardieren. Versuche in dieser Richtung können nur dann Aussicht auf Erfolg haben, wenn es gelingt, die Tiere nach der Entnahme von Geschlechtsprodukten längere Zeit am Leben zu erhalten.

Wenn nun mit zunehmendem Alter gleichnamiger Gameten überhaupt Verschiebungen in der Vererbungsintensität eintreten sollten, so fragt es sich, nach wie langer Zeit, von der ersten Befruchtung ab gerechnet, solche Verschiebungen zu erwarten sind, wie lange also die einmal bastardierte Seeigel leben müssen, bevor eine beweisende zweite Bastardierung erfolgt. Ich glaube nun annehmen zu dürfen, daß ein Seeigelgamet mindestens ein bis zwei Monate befruchtungs- und entwicklungsfähig ist. Denn ich habe mehrfach größere Anzahlen von Seeigeln, die sämtlich maximal gefüllt waren, bis zu zwei Monaten und darüber im Aquarium gehalten, ohne daß auch nur einer von ihnen abgelaicht hätte, und meist gelang die normale wie auch die Bastardbefruchtung bis zu ihrem Tode an beliebigen Tagen. Die Zeit, welche ein Seeigel braucht, um die völlig abgelaichte Gonade von neuem mit brauchbaren Geschlechtsprodukten zu füllen, variiert sicherlich mit der Jahreszeit, aber auch als Minimum sind wohl 1 bis 2 Monate nicht zu tief gegriffen (vgl. hierzu Abschnitt E II). Nun sind zweifellos nicht alle Gameten in dem ganzen Zeitraum vom Ablauf der Reifeteilungen bis zum Beginn ihrer Degeneration in der Gonade befähigt, völlig gesunde ausgewachsene Plutei zu liefern (vgl. Abschnitt D IV b), und die Zeit, in welcher sie das vermögen, läßt sich schwer genau bestimmen. — Jedenfalls erschien es auf Grund der genannten Überlegungen ratsam, die Zeit zwischen der ersten Befruchtung und der nächstfolgenden auf etwa eine Woche oder aber möglichst viel längere Zeiträume zu bemessen.

Wäre es nun gelungen, den adäquaten Reiz für die normale Ablage der Gameten zu finden, so wäre die Aufgabe relativ leicht zu lösen gewesen. Doch konnte ich bei aller Mühe diesen Reiz nicht auffindig machen. Häufig hört man die Angabe, die Seeigel laichten kurz nach Vollmond ab, eine Vermutung, auf die ich im Abschnitt E II b 1 zu sprechen komme. — Im Aquarium laichen die Tiere niemals ab, mag man sie

bei guter oder schlechter Nahrung, mit oder ohne Durchlüftung halten, so lange man will. Wenn sie aber, in höchst seltenen Fällen, doch ablaichen, so gehen sie stets am gleichen oder am folgenden Tage ein. So gelang es mir auch durch die verschiedensten Mittel [Wärme (für *Sphaerechinus* 30—32°, für *Strongylocentrotus* 31—34° C), Ammoniak und verschiedene andere Chemikalien, Süßwasser, Sonnenbestrahlung, Schütteln in engen Gefäßen, sauerstoffarmes Wasser usw.] nur in einzelnen Fällen, und zwar immer nur bei solchen Tieren Ablagen hervorzurufen, die durch die Anwendung der betreffenden Reize so geschädigt worden waren, daß sie in aller kürzester Zeit eingingen. Herr Dr. Tschachotin, welcher gleichzeitig mit mir in Neapel arbeitete, hatte gelegentliche Erfolge mit mechanischer Reizung der Seeigel am aboralen Pol, aber gerade für *Strongylocentrotus* und *Sphaerechinus* arbeitete die Methode sehr unzuverlässig. So wußte ich mir keinen anderen Rat, als den Tieren die Gameten auf operativem Wege zu entnehmen. In meinen ersten Versuchen bohrte ich den Seeigeln ein kleines Loch mitten über einer Gonade in die Schale und pipettierte durch dieses Loch die Gameten direkt aus der leichtverletzten Gonade heraus. Dann gingen aber besonders die Tiere mit stark gefüllten Gonaden stets sehr bald ein, weil die in die Körperflüssigkeit austretenden Gameten Fäulnis hervorriefen; und auch wo dies nicht geschah, degenerierte nicht selten wenigstens die verletzte Gonade im Umkreise der Verletzungsstelle, womit das Tier zu beweisenden Versuchen unbrauchbar wurde. Mehr Erfolg hatte ich mit einer weiterhin ausschließlich angewandten, zweiten Methode. Das Tier bekam ein etwa 4 mm großes rundes Loch, in welchem mit Bienenwachs eine sterile Glasröhre als Ausguß befestigt wurde; gegenüber bohrte ich ein kleineres Loch und goß dann die ganze Körperflüssigkeit durch den Ausguß in ein steriles Gefäß. Der ausgeleerte Seeigel wurde dann mit dem aboralen Pol auf ein kleines Gefäß mit Seewasser gesetzt, wo er nicht selten sofort einige Gameten ablegte. Wenn er es unterließ, so konnte die Ablage einer genügenden Gametenmenge fast stets durch Blasen mit einer Pipette durch das große Loch in der Richtung auf eine Gonade zu erzwungen werden. Dann wurde das Tier unter Vermeidung von Luftblasen mit seiner Körperhöhlenflüssigkeit durch kleine Trichter möglichst steril wieder gefüllt [wenn etwas von der Körperflüssigkeit verloren ging, füllte ich steriles Seewasser nach (im Höchsfalle 3 bis 4 ccm)], mit Bienenwachs zugestöpselt und ins Aquarium zurückgesetzt. Bei diesem Verfahren, das ich zuletzt ausschließlich anwendete, bleibt die Gonade völlig un-

verletzt und die gewonnenen Gameten entstammen dem Ausführungsgang oder seiner unmittelbaren Umgebung, sind also als spontane Gameten zu bezeichnen. Ich vermied es dabei stets, überflüssig viel Gameten ablegen zu lassen: man konnte der Ablagegeschäfte jederzeit dadurch unterbrechen, daß man das Tier einen Augenblick auf Süßwasser setzte. — Nach der Operation legten die Seeigel im Aquarium, wie auch die nicht operierten Tiere, niemals Gameten ab, außer wenn sie unmittelbar vor dem Absterben standen. Da die Aquarien dauernd beobachtet wurden und die abgelegten Gameten infolge ihrer sehr auffälligen Färbung bekanntlich jederzeit in die Augen fallen (man braucht den Tieren nur auf den aboralen Pol zu sehen, wo sich abgelegte Gameten lange Zeit halten, ohne in dem ruhigen Wasser fortgeschwemmt zu werden), so konnte für jeden operierten Seeigel mit Sicherheit angegeben werden, ob er nach der Operation noch spontane Gameten ablegte oder nicht.

Wußte ich nun von angebohrten Tieren, daß sie nach der ersten, bei der Operation erfolgten Ablage keine weiteren Gameten mehr entleert hatten, so wiederholte ich die ganze Prozedur nach verschieden langer Zeit: die hierbei abgelegten Gameten haben, da inzwischen nichts abgelegt wurde, wieder als spontane Gameten zu gelten und sind demnach mit denen der ersten Ablage ohne weiteres vergleichbar. Nach diesem, an zweiter Stelle geschilderten Verfahren, bei dem also bei beiden Befruchtungen spontane Gameten verglichen werden, sind sämtliche mehrmals bastardierte Elterntiere der Tabelle 10 behandelt, mit alleiniger Ausnahme des ♂<sub>2</sub> vom 20. XI, das am 17. II, als ♂<sub>3</sub> bezeichnet, nochmals verwendet wurde. Nur dieses ist nach der an erster Stelle beschriebenen Methode operiert (vgl. S. 136).

Auf diesem Wege versuchte ich, mit spontanen Gameten je eines und desselben Elternpaares möglichst zahlreiche aufeinander folgende Befruchtungen auszuführen. Diese Aufgabe war freilich nicht leicht. Die Tiere lebten nach der Operation verschieden lange, ohne daß ich mit Sicherheit Gründe für ihre verschiedene Resistenz angeben könnte. Doch schien es mir, als ob — *ceteris paribus* — die Tiere um so länger lebten, je kürzere Zeit die Körperhöhlenflüssigkeit an der Luft stand: im übrigen waren die in Betracht kommenden Zeiten (1—3 Minuten) so kurz, daß sichtbare Veränderungen an der Flüssigkeit währenddessen nicht eintraten. Vielleicht spielten auch gelegentlich nicht ganz zu vermeidende Verunreinigungen eine Rolle. — Manche Tiere lebten bis zu 2 oder 3 Monaten, ja eines sogar 5 Monate: als ich es kurz vor meiner Abreise tötete, war es noch völlig gesund und fraß, ebenso wie

die anderen langlebigen operierten Tiere auch, viele Algen. Andere Tiere dagegen starben schon nach drei Tagen oder wenig mehr. Nur zu oft stirbt nur eines der beiden Elterntiere, womit das noch so langlebige andere zur Fortsetzung des Versuches ebenfalls untauglich wird; so waren vor Weihnachten die *Strongylocentrotus* viel widerstandsfähiger als die viel leichter zu operierenden *Sphaeroclini*, während sich nach Weihnachten das Verhältnis im allgemeinen umkehrte. Bedenkt man endlich die Zeitverluste, die dadurch hervorgerufen werden, daß man den Tieren ihr Geschlecht äußerlich nicht ansieht, also blindlings so lange immer neue Tiere anbohren muß, bis einwandsfreies Material beisammen ist, daß ferner durchaus nicht alle Zuchten eine genügende Anzahl von untersuchbaren Plutei liefern, so kann man sich einen Begriff von dem Zahlenverhältnis mißglückter zu den gelungenen Versuchen machen und wird nicht darüber erstaunt sein, daß ich nicht mehr und nicht ausführlichere und länger andauernde Bohrversuche mitzuteilen habe.

Die Bohrversuche gestatten also, spontane Gameten desselben Tieres bei gleichen äußeren Bedingungen nach verschieden langen Zwischenzeiten immer aufs neue auf ihre Vererbungsintensität zu prüfen: eine Kritik der beschriebenen Versuchsanordnung könnte freilich gegen die Reinheit dieser Versuche verschiedene Einwände hervorbringen, die kurz besprochen seien.

Erstens fragt es sich, ob bei dem Bohrakt oder nach ihm die Verunreinigung mit fremden Gameten ausgeschlossen wurde. Diese Forderung glaube ich ohne weiteres bejahen zu können. Alle Tiere wurden vor der Operation gründlich mit Süßwasser gewaschen und kamen dann während der Bohrung in kleine Gefäße mit sterilem Seewasser; daß alle Instrumente stets mit siedendem Wasser oder in der Gasflamme sterilisiert wurden, versteht sich von selbst. Und daß auch nach der Operation im Aquarium keine fremden Gameten bei dem etwa undicht verschlossenen Bohrloch und durch die Leibeshöhle hindurch in die Gonade eingedrungen seien, beweist die ausnahmslose Sauberkeit sämtlicher Kontrollschalen auch bei der zweiten und dritten Befruchtung.

Ferner könnten bei der Aufzucht der aufeinanderfolgenden Vergleichszuchten ungleiche äußere Bedingungen bestanden haben. Es ist zwar zuzugeben, daß es leichter ist, gleichzeitig geführte Zuchten genau gleich zu halten, was Temperatur, Wasserwechsel, Beschaffenheit des Seewassers anlangt, als solche, die in Zwischenräumen bis zu drei Wochen und darüber nacheinander geführt wurden. Dennoch glaube ich hier keine Unterlassungen begangen zu haben. Ich führte bei der ersten Befruchtung jedesmal ein peinlich genaues Protokoll, an welches ich mich

bei den späteren Befruchtungen so streng wie möglich hielt. Auf genaue Übereinstimmung der Temperaturen achtete ich besonders.

Über den dritten Einwand, daß die Gameten der zweiten Befruchtung etwa nicht spontane, sondern mittlere sein könnten, weil das Tier in der Zwischenzeit abgelaicht hätte, habe ich oben schon gesprochen: ich kann ihn in keinem einzigen meiner Versuche für gerechtfertigt halten.

Der letzte und gewichtigste Einwand aber besagt, die Tiere seien durch die Operation geschädigt worden und die etwa auftretenden Veränderungen der Vererbungsrichtung seien auf eine Beeinflussung der Gameten durch diese Schädigung der Elterntiere zurückzuführen. Ich führte, um möglichst große Altersunterschiede der Gameten zu erzielen, tatsächlich in vielen Fällen die zweite Befruchtung erst dann aus, wenn eines der Elterntiere begann, die Stacheln abzuwerfen, oder wenn sich durch die eigentümlichen krampfartigen Stellungen der Stacheln, wie sie dem Tode voranzugehen pflegen, eine ernstliche Schädigung anzeigte. — Eines läßt sich jedenfalls mit Sicherheit sagen: daß nämlich der Gesundheitszustand der Gameten im hohen Maße unabhängig ist vom Gesundheitszustande der Elterntiere. Im Mai begann ein Massensterben der maximal geschlechtsreifen *Strongylocentrotus*. Am 2. V. schnitt ich im ganzen 7 tote Tiere auf, die sämtliche Stacheln abgeworfen hatten und deren Körperflüssigkeit im Zustande fortgeschrittener Fäulnis einen furchtbaren Geruch verbreitete. Sogar die Gonadenwände waren offenbar schon leicht angefault, wie ihre schmutzig braune, ganz eigenartige Färbung anzeigte. Ein gewisser Prozentsatz der Eier war schon degeneriert, viele Spermatozoen waren unbeweglich. Trotzdem entwickelten sich sämtliche Larven, die aus diesem Materiale gezogen wurden, vollkommen normal: es handelt sich um die auf S. 86, Tabelle 5 unter dem 2. V. aufgeführten 14 Zuchten, deren Körpermaße auf das deutlichste lehren, daß an eine Schädigung dieser Larven nicht zu denken ist. Ähnliche Erfahrungen machte ich mehrmals mit absterbenden *Sphaerechinus*-Exemplaren. Die Entwicklungsfähigkeit der Gameten ist also sicherlich vom Gesundheitszustande der Eltern innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen unabhängig.

Im übrigen waren auch die Larven der ersten, sowie der zweiten und etwa dritten Befruchtung desselben Elternpaares stets gleich gesund und nahezu gleich stark gewachsen: nicht nur die Körpermaße in den Vergleichszuchten stimmen gut überein (Tabelle 10, S. 134-137), sondern auch die Anzahlen nicht untersuchbarer Plutei unterscheiden sich in kaum nennenswerter Weise.



Alle Einwände gegen die Bohrversuche im Sinne der Doncasterschen Annahme, daß die Mittelwerte einer Zucht von ihrem Gesundheitszustande abhängen (vergl. S. 47/50) und hierdurch tatsächlich nicht bestehende Verschiebungen in der Vererbungsrichtung vorgetäuscht werden könnten, entbehren also, auch wenn Doncasters Annahme an sich richtig wäre, jeder Berechtigung; denn die Vergleichszuchten sind gleich gesund.

Wollte man aber annehmen, daß die Schädigung des Elterntieres, obwohl sie den Gesundheitszustand der Larven nicht beeinflußt, dennoch die Vererbungsrichtung der Gameten verschiebe, so wäre das eine gänzlich unbewiesene und durch keinerlei Analogien gestützte Annahme, während anderseits für die Deutung, welche ich bevorzuge und im folgenden Kapitel (D) auseinandersetze, eine ganze Reihe von Gründen sprechen; vor allen Dingen würde die Annahme der Schädigung der Elterntiere als Ursache der Vererbungsdifferenzen nur die Bohrversuche erklären, und auch diese nur höchst unvollkommen — denn die Tiere werden stets geschädigt, die Zuchten aber werden bald väterlicher, bald mütterlicher —, während die Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten, in denen doch dieselben Differenzen auftreten wie in den Bohrversuchen, gänzlich unverständlich bleiben müßten.

Nachdem damit alle vier Einwände gegen die Reinheit der Bohrversuche abgelehnt sind, gehe ich an die Betrachtung ihrer Ergebnisse, wie sie in Tabelle 10, S. 134/137 zusammengestellt sind.

Die meisten Versuche bestehen in einer einmaligen, einer in einer zweimaligen Wiederholung einer Ausgangsbefruchtung mit jedesmal spontanen Gameten desselben Elterpaares. Dazu kommen, am Anfang wie am Ende der Tabelle, zwei weitere Versuchsreihen, in denen nur die ♂♂ zwei- oder dreimal nacheinander zur Bastardierung dienen, die ♀♀ aber bei jeder Befruchtung wechseln. Diese Versuche können dann etwas über ein etwaiges Schwanken der Valenz der ♂♂ aussagen, wenn die verschiedenen ♂♂ bei der ersten Befruchtung sich mit sämtlichen ♀♀ irgendwie charakteristisch verhalten, wenn also z. B. das ♂<sub>1</sub> mit allen ♀♀ mehr *Sphaerechinus*-Merkmale durchläßt als das ♂<sub>2</sub> mit denselben ♀♀. Bleibt diese eigentümliche Verschiedenheit der ♂♂ bei den späteren Befruchtungen mehrerer anderer ♀ erhalten, so braucht sich die Valenz der ♂♂ nicht verschoben zu haben. Wenn aber bei den späteren Befruchtungen die ♂♂ sich anders zueinander verhalten als früher, so ist eine Valenzverschiebung bei einem von ihnen sehr wahrscheinlich. — Beweisender freilich bleiben die Versuche, in welchen ♂ wie ♀ bei sämtlichen aufeinander folgenden Befruchtungen dieselben waren.



Tabelle 10.

				Längen		Anzahl der Hälften mit				
				asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw	
20. XI., 28. XI., 16° C				I <sub>1</sub>	9,8	10,3	11	60	26	2 <sup>1</sup>
				I <sub>2</sub>	9,5	9,1	7	41	37	9 <sup>6</sup>
				II <sub>1</sub>	9,5	12,1	20	51	28	1
				II <sub>2</sub>	10,6	11,0	4	60	34	0 <sup>2</sup>
17. XII., 24. XII., 16° C, ♂ <sub>3</sub> = ♂ <sub>2</sub> vom 20. XI.				I <sub>1</sub>	10,0	9,9	28	51	18	3
				I <sub>2</sub>	10,3	11,6	37	58	5	0
				I <sub>3</sub>	9,6	12,3	10	61	25	4
				II <sub>1</sub>	10,4	10,8	29	58	11	2
				II <sub>2</sub>	11,2	11,7	42	53	5	0
				II <sub>3</sub>	10,3	12,7	15	53	24	7 <sup>1</sup>
7. III., 11. III. 10. III., 14. III.				} W ♂ u. ♀ sp.	11,2	12,5	7	44	45	3 <sup>1</sup>
					10,8	12,9	7	58	31	4
7. III., 17. III. 10. III., 20. III.				} WK, ♂ u. ♀ (Bl. I) sp.	11,3	10,0	10	45	42	2 <sup>1</sup>
					11,5	12,2	9	75	16	—
25. III., 29. III. 2. IV., 6. IV.				} W ♂ u. ♀ sp.	11,2	12,1	17	69	13	1
					11,5	12,4	12	71	17	—
20. IV., 26. IV. 27. IV., 3. V. 6. V., 12. V.				} 17° C ♀ u. ♂ sp.	11,2	12,8	9	72	18	1
					11,6	11,9	12	67	21	—
					11,0	12,5	6	77	14	3
23. IV., 29. IV. 3. V., 9. V.				} W ♀ u. ♂ sp.	8,5	11,2	27	49	24	—
					10,3	9,8	12	58	30	—
23. IV., 1. V. 3. V., 11. V.				} WK Bl. I	10,9	11,9	12	65	23	—
					8,9	10,2	2	53	34	11
25. IV., 3. V. 12. V., 19. V.				} I <sub>1</sub> K ♀ sp. ♂ sp.	11,3	12,4	10	70	20	0
					10,2	9,3	15	73	11	1
25. IV., 3. V. 10. V., 17. V.				} I <sub>2</sub> K ♀ sp. ♂ sp.	11,1	10,9	9	59	30	2
					9,5	8,0	20	66	12	2
25. IV., 30. IV. 13. V., 17. V.				} I <sub>3</sub> W ♀ sp. ♂ sp.	11,2	10,4	29	60	11	—
					11,0	11,2	24	68	8	—
30. IV., 5. V. 9. V., 14. V.				} I <sub>2</sub> W ♀ sp. ♂ sp.	10,6	9,2	23	63	14	—
					10,1	9,3	9	64	22	5
30. IV., 8. V. 9. V., 17. V.				} I <sub>2</sub> K ♀ sp. ♂ sp.	11,0	8,9	8	58	33	1
					11,1	8,9	13	65	22	—

## Bohrversuche.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M♂	M♀	MBr	ΣM	Anzahl orsch'	
γ	φ	Br							
12	54	52	24	0,12	1,14	1,69	2,95	21	—
17	19	11	64	0,19	0,29	0,14	0,62	27	
25	77	46	9	0,26	1,68	1,44	3,38	33	
25	20	11	58	0,27	0,26	0,14	0,67	36	
42	13	25	44	0,49	0,17	0,45	1,11	8	—
19	17	12	65	0,21	0,23	0,27	0,71	34	
50	52	42	13	0,91	0,96	1,16	3,03	16	
30	7	17	64	0,42	0,07	0,28	0,77	20	
14	5	6	79	0,16	0,08	0,14	0,38	30	
25	20	25	50	0,28	0,39	0,57	1,24	31	
14	6	6	78	0,18	0,08	0,06	0,32	27	9% befr.
23	10	5	68	0,25	0,14	0,06	0,45	33	52% „
8	4	5	84	0,09	0,06	0,05	0,20	23	—
4	13	6	80	0,05	0,15	0,07	0,27	23	
17	31	6	55	0,20	0,58	0,08	0,86	8	je 150 Plutei gemessen.
14	41	12	44	0,15	1,07	0,32	1,54	8	—
10	12	17	72	0,17	0,19	0,32	0,68	14	je 200 Plutei.
14	7	20	68	0,14	0,10	0,38	0,62	10	—
7	16	13	76	0,11	0,24	0,23	0,58	9	—
12	11	9	77	0,12	0,17	0,13	0,42	31	je 150 Plutei.
24	18	27	38	0,35	0,32	0,50	1,17	21	„
7	4	15	76	0,07	0,04	0,22	0,33	7	je 150 Plutei.
25	22	22	46	0,46	0,32	0,43	1,21	7	„
32	52	50	10	0,37	0,97	1,04	2,38	7	—
3	2	3	92	0,03	0,02	0,05	0,10	4	
24	36	27	30	0,24	0,63	0,53	1,40	19	—
7	11	6	78	0,07	0,12	0,18	0,37	5	
12	17	24	50	0,14	0,27	0,50	0,91	27	—
16	20	25	47	0,17	0,34	0,47	0,98	30	
17	27	12	57	0,17	0,35	0,17	0,69	2	je 200 Plutei.
12	36	32	30	0,12	0,80	0,61	1,53	2	„
3	11	14	75	0,03	0,14	0,44	0,61	11	je 200 Plutei.
8	30	30	40	0,08	0,54	0,60	1,22	4	„

## Fortsetzung der

		Längen		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
30. IV., 5. V., W	I <sub>1</sub>	10,8	9,2	12	72	10	5 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	10,6	9,2	23	63	14	—
	II <sub>1</sub>	10,2	9,3	12	63	22	3
	II <sub>2</sub>	10,5	9,5	24	61	11	4
7. V., 12. V., W, die ♂♂ vom 30. IV.	III <sub>1</sub>	11,1	12,3	17	68	13	2
	III <sub>2</sub>	10,6	11,1	30	57	12	1
	IV <sub>1</sub>	10,9	14,8	29	66	5	—
	IV <sub>2</sub>	10,5	12,9	40	59	1	—
	V <sub>1</sub>	10,4	13,8	18	74	8	—
	V <sub>2</sub>	10,4	10,2	26	72	2	—
15. V., 19. V., W, die ♂♂ vom 30. IV.	VI <sub>1</sub>	11,6	10,2	20	52	22	6
	VI <sub>2</sub>	11,4	11,0	35	54	11	—
	VII <sub>1</sub>	11,3	9,8	31	59	10	—
	VII <sub>2</sub>	11,3	12,6	46	50	4	—

Ich will nun die Versuche der Reihe nach durchsprechen.

Am 20. XI. führte ich in der üblichen Weise die vier möglichen Befruchtungen mit zwei Elterpaaren aus, wobei sämtlichen Tieren die Gameten durch Bohrlöcher mit der Pipette direkt aus der leichtverletzten Gonade entnommen wurden. Die gewonnenen Zahlen zeigen sehr deutlich, daß das ♂<sub>2</sub> die *Strongylocentrotus*-Merkmale stärker vererbt als das ♂<sub>1</sub>. I<sub>2</sub> und II<sub>2</sub> haben ganz erheblich weniger  $\varphi$  und Br als die Zuchten I<sub>1</sub> und II<sub>1</sub> ( $\varphi$ : 19 zu 54, 20 zu 77; Br: 11 zu 52, 11 zu 46, noch stärker differieren Mg und MBr). Die Anzahlen analer Wurzeln freilich und die  $\gamma$  verhalten sich ziemlich gleich. — Das ♂<sub>2</sub> blieb nun bis zum 17. XII., d. h. fast einen Monat, am Leben und machte einen gesunden, normalen Eindruck. Am 17. XII. nun befruchtete ich mit Sperma dieses ♂ aus der unmittelbaren Umgebung des Bohrloches — das Sperma vom 20. XI. und 17. XII. ist also exakt vergleichbar — die Eier zweier ♀♀ (Zuchten I<sub>3</sub> und II<sub>3</sub>): gleichzeitig wurden die Eier dieser ♀♀ mit Sperma von zwei anderen, frisch gefangenen ♂♂ (Zuchten I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub>, II<sub>2</sub>) getrennt befruchtet. Die Temperatur war die gleiche wie am 20. XI. Die Zuchtwerte zeigen deutlich, daß das ♂ vom 20. XI. am 17. XII. erheblich schwächer die *Strongylocentrotus*-Merkmale ver-

Tabelle 10.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
15	20	10	61	0,17	0,23	0,12	0,52	10	—
17	27	12	57	0,17	0,35	0,17	0,69	2	—
20	16	10	59	0,21	0,23	0,11	0,55	4	—
29	38	17	36	0,30	0,66	0,41	1,37	16	2 völlige Sph.- $\Delta$ -Stabe.
14	21	17	57	0,15	0,34	0,32	0,81	25	—
8	10	8	78	0,08	0,15	0,18	0,41	13	
9	26	16	52	0,09	0,53	0,33	0,95	29	
7	13	5	76	0,07	0,16	0,11	0,34	20	
18	26	32	41	0,20	0,56	1,12	1,88	36	
5	12	11	74	0,05	0,18	0,28	0,51	8	
30	27	34	24	0,54	0,42	0,79	1,75	32	—
8	12	11	73	0,08	0,18	0,18	0,44	17	
28	27	10	48	0,31	0,61	0,26	1,18	12	
5	3	1	93	0,05	0,03	0,01	0,09	5	

erbt, als die beiden frischgefangenen anderen  $\sigma\sigma$ . Denn die Zuchten I<sub>3</sub> und II<sub>3</sub> haben diesmal mehr Skeletthälften mit  $\gamma$  und Brücken und auch deutlich höhere Werte M $\varphi$  und M Br als die Zuchten I<sub>1</sub>, II<sub>1</sub> und I<sub>2</sub>, II<sub>2</sub>. Es scheint demnach, als ob vom 20. XI. bis zum 17. XII. die Vererbungskraft des  $\sigma_2$  (=  $\sigma_3$  vom 17. XII.) in deutlichem Maße abgenommen habe: am 20. XI. ließ es weniger *Sphaerechinus*-Merkmale, am 17. XII. mehr *Sphaerechinus*-Merkmale zur Ausbildung kommen, als gleichzeitig frischgefangene andere  $\sigma\sigma$ . Beweisend freilich ist ein derartiger Versuch natürlich nicht: denn wenn am 17. XII. zwei andere frischgefangene  $\sigma\sigma$  verwendet worden wären, die mehr *Sphaerechinus*-Merkmale durchgelassen hätten als die tatsächlich verwendeten, so wäre das genannte Ergebnis nicht bemerkbar geworden. Immerhin bleibt die oben angedeutete Auffassung, daß die Vererbungskraft des  $\sigma_{2-3}$  im Laufe des einen Monats abgenommen habe, die einfachste und ungezwungenste.

Wichtiger sind die folgenden Versuche, wo beide Eltern bei der zweiten Befruchtung von neuem verwandt wurden.

Im Versuch vom 7. III. lagen nur drei Tage zwischen der ersten und zweiten Befruchtung. Sowohl in der Wärme wie in der Kälte stimmen alle Zahlen vom 7. III. und 10. III. gut überein, nur die An-

zahl der Analwurzeln zeigt in der Kälte bei der zweiten Befruchtung eine Abnahme. Es scheint demnach, als ob der Altersunterschied von drei Tagen zu gering ist, um die Vererbungstendenzen zu verschieben. Die differenten Analwurzelnzahlen sind kaum beweisend, da sie nur in einer der beiden Temperaturen auftraten.

Die Befruchtung vom 25. III. wurde nach einer Woche, nämlich am 2. IV., wiederholt. Die Analarmwurzelnzahlen und die  $\gamma$  veränderten sich dabei nicht nennenswert, doch scheint bei der zweiten Befruchtung eine geringe Zunahme der  $q$  und der Br vorzuliegen. Die Anzahlen der Hälften mit  $q$  und mit Br sind zwar nicht erheblich gestiegen, doch haben die betreffenden Analarme am 2. IV. durchschnittlich mehr Verschmelzungen und Brücken als am 25. III., wie aus dem Ansteigen von  $Mq$  und  $MBr$  ersichtlich ist. Somit haben die älteren Gameten mutterähnlichere Nachkommenschaft geliefert.

Am 20. IV. nahm ich eine Befruchtung zweier Tiere (spontane Gameten) vor, die beide verhältnismäßig kugelig waren, so daß nach 7 und nach 16 Tagen zwei weitere Befruchtungen mit ebenfalls spontanen Gameten folgen konnten. In allen drei aufeinander folgenden Zuchten stimmen sämtliche Werte vollkommen überein.

Am 23. IV. begann ein neuer Versuch, dessen zweite Befruchtung (beide mit spontanen Gameten) am 3. V., also nach 11 Tagen, erfolgte; von beiden Befruchtungen führte ich Parallelzuchten in Wärme und Kälte (als Blastulae ohne Mesenchym aus der Wärme abgezweigt). Hier lieferten die um 11 Tage älteren Gameten in beiden Temperaturen ausnahmslos deutlich gesteigerte *Sphaerechinus*-Merkmale.

Am 25. IV. wurde ein *Sphaerechinus*-♀ mit drei verschiedenen *Strongylocentrotus*-♂ befruchtet; dieses Tier überstand die Operation besonders gut. Am 10., 12., 13. V. wurden ihm Gameten entnommen, um die Befruchtungen mit den drei ♂, welche sämtlich nahe vor dem Absterben waren, zu wiederholen. Das ♀ lebte noch ungeschwächt weiter, bis ich es, wegen meiner bevorstehenden Abreise, abtötete. Hier liegt also zwischen der ersten und zweiten Befruchtung ein Zeitraum von 15, 17 und 18 Tagen. Die ♂<sub>1</sub> und 2 verhielten sich nun übereinstimmend, anders das ♂<sub>3</sub>. In den Zuchten I<sub>1</sub> und I<sub>3</sub> erscheinen nämlich bei der zweiten Befruchtung sämtliche Merkmale deutlich, zum Teil sogar in erstaunlich hohem Maße ( $\gamma$ ,  $\varphi$ , Br), nach der *Strongylocentrotus*-Seite hin verschoben. Dagegen sind bei der

zweiten Befruchtung von  $I_3$  sämtliche Merkmale deutlich unverändert. Die Zucht  $I_3$  war bei der ersten Befruchtung *Strongylocentrotus*-ähnlicher als die beiden anderen.

Eine der vier am 30. IV. ausgeführten Kombinationen, die Zucht  $I_2$ , wiederum in parallele Wärme- und Kältezuchten zerlegt, konnte nach 10 Tagen (9. V.) wiederholt werden. Die Zuchten der zweiten Befruchtung verhielten sich ähnlich wie in dem Versuch vom 25. III.: bis auf die Anzahlen der Analwurzeln in der Kälte waren alle wesentlichen Merkmale in mütterlicher Richtung verschoben.

Der letzte Versuch (30. IV.) ist der Methodik nach dem ersten (20. XI., 17. XII.) ähnlich. Die beiden ♀♀ vom 30. IV. starben früh und konnten nur einmal verwendet werden, die ♂♂ dagegen lebten längere Zeit und wurden am 7. V. mit drei, am 15. V. mit zwei neuen, frischgefangenen ♀♀ gekreuzt. Am 30. IV. nun war das ♂<sub>2</sub> offenbar etwas schwächer als das ♂<sub>1</sub>; denn es ließ die Ausbildung von mehr Ansätzen zur Gitterbildung zu, als das ♂<sub>1</sub>. Die Analarmanzahlen freilich verhalten sich eher umgekehrt: das ♂<sub>2</sub> vererbt in dieser Hinsicht die väterlichen Merkmale in stärkerem Maße als das ♂<sub>1</sub>. Bei der zweiten Befruchtung, nach einer Woche, ist das ♂<sub>2</sub> in beiden Hinsichten, sowohl was die Analarmwurzeln, als auch die Ansätze zur Gitterbildung angeht, stärker als das ♂<sub>1</sub>, und vollends nach 16 Tagen sind die Unterschiede im gleichen Sinne noch stärker geworden. Während also das Stärkeverhältnis der beiden ♂♂ hinsichtlich der Anzahl von Analarmstützen in allen drei Befruchtungen und mit insgesamt 7 ♀♀ stets sich gleich blieb, hat es sich hinsichtlich der Gitterbildung im Laufe von 16 Tagen vollkommen umgedreht: zuerst ließ das ♂<sub>2</sub> mehr Gitterbildung zu als das ♂<sub>1</sub>, nach 8 Tagen aber ließ es weniger Gitterbildung zu als das ♂<sub>1</sub>, und nach 14 Tagen war die Differenz gleichsinnig, aber vergrößert. Wenn also das ♂<sub>1</sub> sich gleichgeblieben sein sollte, so wären die Gameten des ♂<sub>2</sub> allmählich erstarkt. Auf jeden Fall aber muß bei einem der ♂♂, vielleicht aber auch bei beiden, eine Verschiebung der Individualpotenz stattgefunden haben.

Schon im Kapitel über spontane und zurückgehaltene Gameten wurde auf die ziemlich enge Korrelation zwischen den Ansätzen zur Gitterbildung und den Anzahlen der Analwurzeln hingewiesen. Vererbten z. B. die spontanen Gameten die Ansätze zur Gitterbildung stärker im Sinne ihrer Spezies, so vererbten sie im gleichen Sinne auch die Anzahlen der Analarmwurzeln stärker als die zurückgehaltenen Gameten. Nur in 3 bis 5 von 18 Fällen wurde diese Korrelation vermißt. Das



gleiche Verhalten fällt auch bei den Bohrversuchen auf. Die Korrelation wurde außer in dem soeben besprochenen Versuche (30. IV., 7. V., 15. V. im Vergleich) in folgenden drei Fällen vermißt: Am 7. III. und in I<sub>2</sub> am 30. IV. waren die Kältezuchten bei der zweiten Befruchtung hinsichtlich der Analwurzeln väterähnlicher, hinsichtlich der Ansätze zur Gitterbildung aber gleich bzw. mütterähnlicher als die Zuchten der ersten Befruchtung. Am 25. III. waren die Analwurzeln in beiden Befruchtungen identisch, die Ansätze zur Gitterbildung der zweiten Befruchtung eher etwas mütterlicher als bei der ersten Befruchtung. In den beiden Fällen, wo nur die Kältezucht, nicht aber die Wärmezucht die Korrelation vermissen ließ, kann man innere, in den Gameten enthaltene Faktoren kaum zur Erklärung heranziehen. So bleiben nur zwei Fälle übrig (25. III., 30. IV. → 7. V. → 15. V.); dazu sind die Differenzen am 25. III. so gering, daß sie vielleicht innerhalb der Fehlergrenzen liegen. Diesen stehen aber 11 Fälle mit guter Korrelation gegenüber.

Das Ergebnis der Bohrversuche ist dem der Versuche mit frühen und späten Gameten sehr ähnlich: Dort hing der Ausfall des Versuchs ganz von der Wahl der Eltertiere ab; die spontanen Gameten konnten gleich stark, stärker oder auch schwächer die Artmerkmale vererben als die zurückgehaltenen. Hier, bei den Bohrversuchen, ist ebenfalls die Individualität der Eltertiere offenbar das Ausschlaggebende: In den meisten Fällen ergaben die aufeinander folgenden Befruchtungen von spontanen Gameten desselben Elterpaares verschiedene Zuchtwerte; dabei war die aus älteren Gameten gewonnene Zucht bald väterlicher, bald mütterlicher als die Zucht aus jüngeren Gameten. Nur bei zwei Elterpaaren lieferten aufeinanderfolgende Befruchtungen gleiche Zuchtwerte; in einem dieser Fälle war die Zeit zwischen erster und zweiter Befruchtung (3 Tage) offenbar zu kurz, im anderen Falle dagegen lang genug. Hier ergaben drei aufeinander folgende Befruchtungen das gleiche Zuchtergebnis (20. IV.). Die Versuche, in denen nur eines der beiden Eltertiere mehrfach verwendet wurde, sprechen ebenfalls dafür, daß die Durchschlagskräfte spontaner Gameten mit deren steigendem Alter zunehmen oder abnehmen können. Die Anzahlen der Analarmwurzeln und die Ansätze zur Gitterbildung wurden in der Mehrzahl der Fälle korrelativ verschoben. Der Gesundheitszustand und die Wachstumsgeschwindigkeit von Geschwisterzuchten erwiesen sich inner-

halb der untersuchten Grenzen als unabhängig vom Alter der verwendeten Gameten.

## II. Vergleich von Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare unter möglichst identischen äußeren Bedingungen.

Die im ersten Teile (I) dargestellten Versuche waren sämtlich so angeordnet, daß sämtliche Vergleichszuchten eines Versuches von einem und demselben Elterpaar abstammten, d. h. es wurden dort stets nur Geschwisterzuchten untereinander verglichen. Jene Versuche werden, wie ich hoffe, in ihrer Gesamtheit eine Erklärung der gleichelterigen Variabilität ermöglichen; Versuche von anderer Art, als die im ersten Teil beschriebenen, können jedenfalls, soweit ich sehe, zur Erklärung der gleichelterigen Variabilität nicht in Betracht kommen. Ein Teil von ihnen muß aber außerdem auch zum Verständnis der ungleichelterigen Variabilität herangezogen werden. Auf sie legten die früheren Untersucher, wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, das Hauptgewicht: sie beschrieben die ungleichelterige Variabilität unter zwei Formen, nämlich als Saisondimorphismus und Individualpotenz.

Vernon, Herbst und Doncaster brachten Tatsachen bei, die einen Einfluß der Jahreszeit auf die Vererbungsrichtung wahrscheinlich machten: Die einzelnen Elterpaare haben verschiedene Nachkommenschaften, je nach der Jahreszeit, zu welcher sie aufgeschnitten wurden. Doncaster versuchte auch eine Erklärung dieses Verhaltens auf Grund seiner Temperaturversuche mit Geschwisterzuchten. Da die Wärmeszuchten mütterlicher ausfielen als die Geschwisterzuchten in der Kälte, so sei die Jahresperiodizität einfach dadurch zu erklären, daß die Larven der im Sommer geöffneten Tiere in warmem, die Larven der im Winter geöffneten Tiere in kaltem Seewasser die Entwicklung durchmachten. Auch Tennent glaubte vermutungsweise die Jahresperiodizität der Larven durch jahresperiodische Schwankungen äußerer Faktoren erklären zu können, welche die Larvenentwicklung in entscheidendem Sinne beeinflussen; er schrieb dabei die Hauptrolle dem Alkalinitätsgrade des Seewassers zu. Herbst wies darauf hin, daß die Temperatur allein zur Erklärung der Jahresperiodizität nicht ausreicht: eine Bemerkung, deren Richtigkeit sogar durch Versuche, die an einem einzigen Tage bei gleicher Temperatur ausgeführt wurden, bewiesen werden könnte: denn die Individualpotenz der einzelnen Tiere wirkt oft stärker als alle Tem-

peraturunterschiede (vergl. z. B. Tabelle 7, besonders aber Tabelle 13). Vernon versuchte andererseits eine Erklärung auf Grund von inneren Faktoren („Reife“ der Elterntiere, ein Begriff, dessen Unklarheit [in Vernons Fassung] Herbst mit Recht bemängelte).

Nachdem ich im ersten Teil neue Versuche über die Wirksamkeit, beziehungsweise Unwirksamkeit der chemisch-physikalischen Faktoren des Seewassers, in dem die Larvenentwicklung vor sich geht, mitgeteilt habe, ist eine erneute Prüfung der Annahmen von Doncaster und Tennent ermöglicht: sie wird beidemale negativ ausfallen, da die Geschwisterzuchten weder durch Temperatur noch durch den Alkalinitätsgrad des Seewassers sämtlich in gleichsinniger Weise beeinflusst wurden. Ebensowenig hatten die übrigen untersuchten äußeren Faktoren einen Einfluß.

Sucht man also durch Versuche zu entscheiden, wo die Ursachen der ungleichelterigen Variabilität liegen, so erscheint der Weg der älteren Autoren über den Saisondimorphismus nicht gangbar. Ja ich werde sogar das Bestehen des Saisondimorphismus auf Grund meiner Zuchtergebnisse in Abrede zu stellen haben. — Zur Aufklärung der Ursachen der Individualpotenz aber, d. h. der Erscheinung, daß jedes Individuum, *Strongylocentrotus* oder *Sphaerechinus*, eine anders geartete Nachkommenschaft erzeugt als alle übrigen, und das auch unter völlig gleichen Bedingungen der Larvenaufzucht, haben die älteren Autoren keine Versuche angestellt, und auch ich kann hier nur sehr lückenhafte Beobachtungen mitteilen, die eigentlich nur in einer einzigen Hinsicht beweisend sind.

Wie sämtliche Tabellen des ersten Teiles deutlich zeigten, und auch bereits mehrfach hervorgehoben wurde, können Nachkommenschaften verschiedener Elternpaare, die am gleichen Tage erzeugt und unter völlig identischen Bedingungen gehalten werden, völlig verschiedene Vererbungsrichtung zeigen. Demnach kann das Milieu, in dem die Larven sich entwickeln, die Individualpotenz nicht erklären, die Zeit der entscheidenden Bewirkung muß weiter zurückliegen. So wird man an erster Stelle an äußere Faktoren denken, die auf die Seeigel selbst in verschiedener Weise einwirkten. Eine derartige Annahme machten neuerdings Shearer, de Morgan und Fuchs, um das verschiedene Verhalten des *Echinus miliaris* in den Bastardierungen verschiedener Jahre zu erklären: während 1909—11 alle Kombinationen mit *miliaris*-♀ rein mütterlich ausfielen, traten 1912 bei denselben Kombinationen mit *miliaris*-♂ auch väterliche Larven auf. Die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens sehen sie darin, daß im Winter 1911/12 das Seewasser in der *miliaris*-

Region etwas wärmer war, als in den früheren Jahren. Der äußere Faktor der Temperatur, der während der Geschlechtszellenbildung auf die Gonade einwirkte, soll also die Verschiebung der Durchschlagkraft in den Gameten bewirkt haben. Tower hatte bekanntlich mit Käfern analoge, und zwar ganz sichere Ergebnisse.

Dennoch kann ich mich nicht zu der Annahme entschließen, daß die einzelnen *Strongylocentroti* und *Sphaerechini* einzig und allein deshalb so stark verschiedene Individualpotenzen besäßen, weil sie während der Geschlechtszellenbildung oder auch nach deren Abschluß, während sie die fertigen Gameten in den Gonaden zurückhielten, unter verschiedenen äußeren Bedingungen gelebt hätten. Um die Frage sicher zu entscheiden, müßte man natürlich die Seeigel selbst in verschiedene Milieus bringen, würde aber nur dann eindeutige Befunde erwarten können, wenn man jedesmal alle Bedingungen genau gleichmachen könnte, mit einziger Ausnahme einer möglichst verschieden gesetzten Bedingung. Mir fehlten zu derartigen Versuchen die Mittel. Obwohl ich also keine exakten Versuche mit den Elterntieren gemacht habe, so spricht doch bei meinem Objekte der Augenschein nicht gerade zugunsten der Annahme. Daß Seeigel, die lange im Aquarium gelebt haben, durchschnittlich nicht anders vererben als frisch gefangene, hat schon Doncaster angegeben und ich kann es bestätigen. Hier hat also das sicherlich stark verschiedene Milieu keinen Einfluß ausgeübt. Nun könnte man freilich daran denken, daß die Geschlechtszellenbildung im Aquarium sistiere, so daß dort keine Geschlechtszellen zur Befruchtung kämen, die im Aquarium gerade im kritischen Stadium waren, wo eine Beeinflussung möglich ist: auch noch andere Einwände ließen sich machen.

Wesentlicher ist schon die zweite Tatsache, daß man auch beim Vergleiche frischgefangener Tiere von verschiedenen Fundorten keine konstanten Unterschiede in der Vererbungsrichtung findet, wie ich wenigstens für *Sphaerechinus* mit großer Klarheit feststellen konnte. — Am deutlichsten aber sprechen wohl die Fälle, wo mehrere am gleichen Tage und am **gleichen** Fundorte gefangene Tiere ganz außerordentlich stark in ihren Vererbungstendenzen voneinander abwichen. Ich bin mehrfach mit zum Seeigelfang hinausgefahren und habe *Strongylocentrotus*, die an dem ohnehin recht kleinen ständig benützten Fundorte (Trentaremi) unmittelbar nebeneinander saßen, mit nach Hause gebracht, um sie am gleichen Tage zu befruchten, und auch *Sphaerechinus*-Exemplare, die sehr nahe beieinander gefangen worden

Tabelle 11. Befruchtungen nach dem Schema I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub>,

		Längen der		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
20. XI., 28. XI. 16° C	I <sub>1</sub>	9,8	10,3	11	60	26	2 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	9,5	9,1	7	41	37	9 <sup>6</sup>
	II <sub>1</sub>	9,5	12,1	20	51	28	1
	II <sub>2</sub>	10,6	11,0	4	60	34	0 <sup>2</sup>
3. XII., 10. XII., 15° C (ebenso kaum verändert bei Befr. in 2 NaOH-Konzentra- tionen, vgl. Tab. 3, S. 72).	I <sub>1</sub>	10,7	11,0	10	56	29	4 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	11,2	11,9	17	54	24	5
	II <sub>1</sub>	10,2	10,6	11	68	20	1
	II <sub>2</sub>	10,7	9,8	22	65	13	—
13. XII., 19. XII. 22° C	I <sub>1</sub>	10,1	11,4	10	48	37	4 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	9,8	10,2	17	49	28	5 <sup>1</sup>
	II <sub>1</sub>	10,5	9,4	27	44	24	4 <sup>1</sup>
	II <sub>2</sub>	9,3	11,7	33	51	16	—
11. II., 15. II. 22° C	I <sub>1</sub>	9,5	11,6	17	62	21	0
	I <sub>2</sub>	9,8	12,3	11	63	24	2
	II <sub>1</sub>	10,4	12,0	46	50	4	—
	II <sub>2</sub>	10,6	12,4	48	46	6	—
25. III., 29. III. 22° C	I <sub>1</sub>	11,2	13,3	2	51	38	9
	I <sub>2</sub>	10,8	13,2	19	66	15	—
	II <sub>1</sub>	11,5	12,8	—	64	30	6
	II <sub>2</sub>	11,2	12,8	17	65	17	1
14. IV., 19. IV. 22° C	I <sub>1</sub>	11,6	15,3	4	66	27	3
	I <sub>2</sub>	11,6	15,6	7	45	42	6
	II <sub>1</sub>	11,0	12,9	34	59	7	—
	II <sub>2</sub>	12,2	13,7	31	48	20	1
26. IV., 1. V. 22° C	I <sub>1</sub>	9,2	10,4	6	42	33	18 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	10,5	11,0	5	43	46	6
	II <sub>1</sub>	11,1	11,1	25	54	19	2
	II <sub>2</sub>	11,0	13,5	28	56	13	3

waren, standen mir häufig zur Verfügung. Man könnte nun freilich einwenden, daß die Seeigel Wanderungen ausführten und somit unmittelbar nebeneinander gefangene Tiere keine gleiche Vorgeschichte zu haben brauchten. Aber groß werden diese Wanderungen wohl kaum sein und jedenfalls auch nicht zu allen Jahreszeiten stattfinden.

II<sub>2</sub> von Tieren mit vermutlich identischer Vorgeschichte.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
12	54	52	24	0,12	1,14	1,69	2,95	21	—
17	19	11	64	0,19	0,29	0,14	0,62	27	
25	77	46	9	0,26	1,68	1,44	3,38	33	
25	20	11	58	0,27	0,26	0,14	0,67	36	
41	36	73	9	0,56	0,70	3,85	5,11	17	—
13	20	56	33	0,16	0,30	1,67	2,13	10	
25	16	69	16	0,27	0,20	1,83	2,30	11	
19	6	22	62	0,19	0,07	0,32	0,58	13	
29	50	38	24	0,36	1,18	0,72	2,26	14	—
22	54	35	24	0,27	1,02	0,71	2,00	11	
35	12	11	50	0,46	0,22	0,17	0,85	4	
21	24	8	61	0,21	0,42	0,19	0,82	21	
19	16	6	64	0,21	0,25	0,10	0,56	3	— 2 reine Strong-Larven
6	31	5	58	0,07	0,41	0,08	0,56	2	
14	32	14	46	0,14	0,47	0,15	0,76	6	
9	13	1	79	0,10	0,20	0,01	0,31	4	
9	34	26	39	0,10	0,60	0,42	1,12	2	—
26	60	24	20	0,26	1,82	0,82	2,90	6	
9	12	8	74	0,11	0,23	0,17	0,51	7	
20	39	12	43	0,23	0,74	0,34	1,31	7	
7	45	8	46	0,07	0,80	0,14	1,01	11	—
11	45	20	40	0,11	1,08	0,32	1,51	16	
3	8	6	84	0,03	0,13	0,06	0,22	3	
8	13	9	71	0,08	0,19	0,12	0,39	10	
4	5	3	88	0,04	0,05	0,03	0,12	17	—
14	50	18	30	0,15	1,06	0,39	1,60	7	
26	35	13	43	0,31	0,56	0,33	1,20	13	
22	49	20	29	0,25	1,11	0,39	1,75	5	

Ich gebe nun in der vorstehenden Tabelle 11 (S. 144/145) eine Übersicht von einigen besonders schlagenden Fällen stark verschiedener Individualpotenzen, wobei jedesmal am gleichen Tage nur solche Tiere befruchtet wurden, die unmittelbar nebeneinander gefangen worden waren. Die Befruchtungen erfolgten wie gewöhnlich nach dem Schema I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, II<sub>1</sub>,



II<sub>2</sub>, d. h. 2 ♀♀ wurden übers Kreuz getrennt mit 2 ♂♂ befruchtet, so daß vier Vergleichszuchten entstanden, die jedesmal unter völlig gleichen Bedingungen aufgezogen wurden.

Vergleicht man hier, ähnlich wie in den Versuchen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten, die erste und zweite sowie die dritte und vierte Zeile miteinander, um die Vererbungskraft der beiden ♂♂ zu vergleichen, andererseits die erste und dritte, sowie die zweite und vierte Zeile, um die Vererbungskräfte der beiden ♀♀ gegenüberzustellen, so zeigen sich ganz beträchtliche Unterschiede, die zum Teil weit außerhalb der Fehlergrenzen liegen. So war am 20. XI. das ♂<sub>2</sub> etwas schwächer als das ♂<sub>1</sub>, was die Vererbung den Analarmwurzeln angeht, außerordentlich deutlich stärker aber als das ♂<sub>1</sub> vererbte das ♂<sub>2</sub> die väterlichen Eigenschaften hinsichtlich der Verschmelzungen und echten Brücken, sowohl den Anzahlen von Hälften mit *q* und Br., als auch den mittleren Anzahlen der *q* und der Br. selbst nach. So hat I<sub>1</sub> im Durchschnitt 1,69 Brücken am Analarm, I<sub>2</sub> aber nur 0,14, ebenso II<sub>1</sub> 1,44, II<sub>2</sub> aber wiederum 0,14. — Ganz erstaunlich groß aber sind die beobachteten Verschiedenheiten am 3. XII. Wie besonders dieser, aber auch der vorige Versuch zeigt, können die individuellen Veranlagungen mehrerer gleichzeitig am gleichen Fundorte gefangener Tiere so stark verschieden sein, daß ihre gleichzeitig unter identischen äußeren Bedingungen aufgezogenen Nachkommenschaften sich ebenso stark voneinander unterscheiden, wie die extremsten Winter- und Sommerformen der älteren Autoren. In dem Versuch vom 3. XII. z. B. hat der Analarm im Mittel 5,11 Ansätze zur Gitterbildung in I<sub>1</sub>, was wohl die höchste mittlere Anzahl ist, die ich überhaupt in sämtlichen Zuchten gefunden habe: die Zucht II<sub>2</sub> dagegen hat im Mittel 0,58 Ansätze zur Gitterbildung, das ist der zehnte Teil des Wertes von I<sub>1</sub>; die übrigen Zahlen differieren in ähnlicher Stärke. Hier ist das ♂<sub>2</sub> in sämtlichen Merkmalen stärker als das ♂<sub>1</sub>, das ♀ I ebenfalls in sämtlichen Eigenschaften stärker als das ♀ II. — Am 13. XII. unterschieden sich die beiden ♀♀ ebenfalls stark, nicht weniger deutlich am 11. II. Sehr klare Unterschiede lieferte ferner der Versuch vom 25. III. (♂<sub>1</sub> > ♂<sub>2</sub>, umgekehrt in den Analarmwurzeln: ♀ I > ♀ II, identisch in den Analarmwurzeln). — Am 14. IV. vererbte das ♀ I sämtliche Merkmale sehr deutlich stärker mütterlich als das ♀ II; andererseits vererbte das ♂<sub>1</sub> die väterlichen Eigenschaften stärker als das ♂<sub>2</sub>, indem die Nachkommen des ♂<sub>2</sub> die Prozentzahlen der Analarmwurzeln, die Ansätze zur Gitterbildung, ja auch die oralen Scheitelstäbe stärker mütterlich ausbildeten als die Nachkommenschaft des ♂<sub>1</sub>. — Am 26. IV. endlich war das ♀ II stärker

als das ♀ I, das ♂<sub>1</sub> erheblich stärker als das ♂<sub>2</sub>, wobei sich freilich wieder die Analarmwurzeln eher umgekehrt oder zum mindesten indifferent verhielten. —

Alle diese Versuche sind demnach — freilich nur unter ganz gewissen Voraussetzungen — der Annahme nicht günstig, daß die verschiedene Vorgeschichte der Seeigel die Verschiedenheiten ihrer Individualpotenz zur Folge habe. Ihre kritische Würdigung finden diese Verhältnisse im Abschnitt D (besonders unter II 2 c γ).

Wäre es nicht nur darauf angekommen, Tiere mit mutmaßlich gleicher Vorgeschichte auf ihre Individualpotenz zu vergleichen, so hätte ich, zur alleinigen Veranschaulichung der Individualpotenz als solcher, die Tabelle 11 ins ungemessene verlängern können; ich verweise auf die zahlreichen schon im ersten Teile besprochenen Versuche wie auf die gesamte Tabelle 12. —

Ist demnach mit Nachdruck darauf hingewiesen worden, welche bedeutende Rolle die individuellen Verschiedenheiten der Elterntiere spielen, selbst wenn sie gleichzeitig befruchtet worden sind, so ergibt sich daraus ohne weiteres, daß man eine Jahresperiodizität der Larvenmerkmale nicht in dem Sinne zu finden erwarten darf, als ob alle Sommerlarven mütterlicher wären als alle Winterlarven; es könnte sich höchstens um ein Durchschnittsergebnis handeln, das je nach der Anzahl der ausgeführten Versuche mehr oder weniger deutlich zutage träte. Ich stelle im folgenden kurz die Angaben der Autoren zusammen, die zur Annahme des Saisondimorphismus führten.

Vernon arbeitete 1898 vom April bis Januar. Er legte damals nur auf die Längenmaße der Bastarde Gewicht, welche, für sich allein betrachtet, wenig Bedeutung für die Beurteilung der Vererbungsrichtung haben. So nützt die Feststellung, im Sommer seien die analen Scheitelbalken kürzer, die Analarme aber länger gewesen als im Winter, nicht viel zur Beurteilung der Sachlage. Denn nur wenn geringe Länge der analen Scheitelbalken und hohe Brückenanzahlen streng korrelativ verbunden wären, könnte man auf größere Mutterähnlichkeit der Sommerlarven schließen; diese Korrelation ist aber durchaus nicht eng. Und auch die wenigen Brückenzählungen, die Vernon nachträglich ausführte, können deshalb nicht als beweisend angesehen werden, weil nach seinen Tabellen die Winterlarven so außerordentlich kurze Analarme hatten, daß sie zur Feststellung von Brückenanzahlen wenigstens in meinen Versuchen für ungeeignet betrachtet worden wären. Außerdem liegen

Tabelle 12. Übersicht der normal gehal-

			Längen		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
13. VII. N = 18—19° C	I <sub>2</sub>	K	9,9	8,6	15	41	40	4
		N	10,3	8,3	9	68	19	4
	II <sub>1</sub>	K	10,1	10,2	9	55	35	1
		N	9,8	8,6	9	55	29	5 <sup>1</sup>
	II <sub>2</sub>	K	9,7	9,2	8	40	45	7
		N	10,2	9,9	6	79	14	1
1. VIII. N = 19° C	I <sub>1</sub>	K	9,2	8,0	16	63	20	1
		N	10,1	8,4	20	60	19	1
		W	—	—	—	—	—	—
	I <sub>2</sub>	K	9,5	8,2	9	61	28	2
		N	9,9	9,6	37	52	9	2
		W	9,5	9,0	17	55	24	4
	II <sub>1</sub>	K	9,7	8,3	9	72	15	4
		N	9,7	9,6	15	56	28	1
		W	9,5	8,0	25	58	17	0
	II <sub>2</sub>	K	9,8	8,4	16	63	21	0
		N	9,8	9,1	33	59	7	1
		W	9,7	8,5	30	60	10	0
14. X. 1 Paar. Normal 17° C			9,6	10,0	14	45	38	3
16. X. N = 16—17° C	I <sub>1</sub>	K	9,3	8,0	26	62	12	0
		N	10,6	12,5	18	61	20	1
		W	10,2	14,4	16	66	17	1
	I <sub>2</sub>	K	9,6	9,0	25	57	18	0
		N	9,9	11,3	20	62	18	0
		W	10,5	14,9	11	64	23	2
	II <sub>1</sub>	K	8,8	9,0	17	62	20	1
		N	10,1	10,3	15	55	26	4
		W	9,9	12,0	21	60	15	3 <sup>1</sup>
	II <sub>2</sub>	K	8,7	8,4	8	78	14	0
		N	10,3	10,6	8	63	28	1
		W	10,1	13,1	4	50	35	9 <sup>2</sup>
6. XI. 16° C	Paar I: Mittel	9,6	10,6	10	63	25	1 <sup>1</sup>	
	Paar II: Mittel	10,7	10,2	22	54	21	2 <sup>1</sup>	

tenen Bastardzuchten des ganzen Jahres.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
8	8	26	56	0,14	0,10	0,31	0,55	4	—
18	4	3	75	0,18	0,04	0,03	0,25	8	
7	4	12	78	0,07	0,04	0,20	0,31	13	—
13	0	4	83	0,13	0,00	0,06	0,19	10	
8	10	16	70	0,08	0,10	0,27	0,45	14	—
17	13	19	56	0,17	0,20	0,31	0,68	9	
0	0	1	99	0	0	0,01	0,01	—	—
6	7	0	87	0,06	0,07	0	0,13	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	4	2	94	0	0,04	0,02	0,06	—	
1	6	0	93	0,01	0,06	0	0,07	—	—
3	6	0	92	0,03	0,06	0	0,09	—	
0	6	1	93	0	0,06	0,01	0,07	—	—
3	7	2	90	0,03	0,07	0,03	0,13	—	
8	3	0	90	0,08	0,03	0	0,11	—	—
0	4	0	96	0	0,04	0	0,04	—	
5	2	0	93	0,05	0,02	0	0,07	—	—
0	0	0	100	0	0	0	0	—	
18	24	3	62	0,18	0,28	0,03	0,49	5	—
17	6	6	73	0,18	0,06	0,10	0,34	4	
17	14	3	68	0,17	0,17	0,03	0,37	5	—
25	27	14	45	0,36	0,53	0,35	1,24	7	
13	18	10	67	0,13	0,20	0,15	0,48	13	—
14	20	10	62	0,15	0,24	0,17	0,56	14	
26	10	18	59	0,38	0,12	0,41	0,91	8	—
1	1	0	98	0,01	0,01	0	0,02	5	
5	9	0	87	0,06	0,11	0	0,17	4	—
17	12	9	65	0,20	0,15	0,18	0,53	1	
1	7	1	91	0,01	0,08	0,01	0,10	4	—
6	13	3	80	0,06	0,15	0,04	0,25	4	
8	9	9	75	0,10	0,23	0,11	0,44	6	—
8	8	11	79	0,09	0,10	0,24	0,43	17	
9	6	7	85	0,09	0,07	0,09	0,25	25	—

## Fortsetzung I

		Längen		Anzahl der Hälften mit			
		asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
20. XI. 16° C	I <sub>1</sub>	9,8	10,3	11	60	26	2 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	9,5	9,1	7	41	37	9 <sup>8</sup>
	II <sub>1</sub>	9,5	12,1	20	51	28	1
	II <sub>2</sub>	10,6	11,0	4	60	34	0 <sup>2</sup>
3. XII. Normal befr. 15° C	I <sub>1</sub>	10,7	11,0	10	56	29	4 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	11,2	11,9	17	54	24	5
	II <sub>1</sub>	10,2	10,6	11	68	20	1
	II <sub>2</sub>	10,7	9,8	22	65	13	—
6. XII. Normal befr. 14° C	I <sub>1</sub>	10,5	10,9	28	66	6	—
	I <sub>2</sub>	10,3	12,5	61	37	2	—
	II <sub>1</sub>	10,3	12,3	38	54	8	—
	II <sub>2</sub>	9,9	14,2	70	30	—	—
13. XII. W	I <sub>1</sub>	10,1	11,4	10	48	37	4 <sup>1</sup>
	I <sub>2</sub>	9,8	10,2	17	49	28	5 <sup>1</sup>
	II <sub>1</sub>	10,5	9,4	27	44	24	4 <sup>1</sup>
	II <sub>2</sub>	9,3	11,7	33	51	16	—
17. XII. 16° C	I <sub>1</sub>	10,0	9,9	28	51	18	3
	I <sub>2</sub>	10,3	11,6	37	58	5	0
	I <sub>3</sub>	9,6	12,3	10	61	25	4
	II <sub>1</sub>	10,4	10,8	29	58	11	2
	II <sub>2</sub>	11,2	11,7	42	53	5	0
	II <sub>3</sub>	10,3	12,7	15	53	24	7 <sup>1</sup>
14. I. W	I <sub>1</sub>	9,1	9,2	8	47	28	11 <sup>8</sup>
	I <sub>2</sub>	9,9	8,0	6	37	41	9 <sup>1</sup>
1. II. 14° C. Mittel aus sp, b		10,9	11,9	46	50	4	—
2. II. 14° C. ♀ sp ♂ m		9,0	11,9	13	69	17	1
5. II. 14° C. ♀ m ♂ m		10,1	10,7	18	72	10	—
6. II. 14° C. ♀ m ♂ sp		10,0	11,4	56	43	1	—
7. II. 14° C	I <sub>1</sub>	11,7	11,0	15	71	14	—
	I <sub>2</sub>	11,7	10,2	30	62	8	—
11. II. 22° C	I <sub>1</sub>	9,5	11,6	17	62	21	0
	I <sub>2</sub>	9,8	12,3	11	63	24	2
	II <sub>1</sub>	10,4	12,0	46	50	4	—
	II <sub>2</sub>	10,6	12,4	48	46	6	—

der Tabelle 12.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
12	54	52	24	0,12	1,14	1,69	2,95	21	
17	19	11	64	0,19	0,29	0,14	0,62	27	—
25	77	46	9	0,26	1,68	1,44	3,38	33	
25	20	11	58	0,27	0,26	0,14	0,67	36	
41	36	73	9	0,56	0,70	3,85	5,11	17	
13	20	56	33	0,16	0,30	1,67	2,13	10	—
25	16	69	16	0,27	0,20	1,83	2,30	11	
19	6	22	62	0,19	0,07	0,32	0,58	13	
13	22	8	62	0,13	0,32	0,12	0,57	12	
31	10	11	59	0,33	0,18	0,17	0,68	2	—
17	39	5	48	0,19	0,60	0,06	0,85	12	
30	12	10	33	0,31	0,27	0,15	0,73	6	
29	50	38	24	0,36	1,18	0,72	2,26	14	
22	54	35	24	0,27	1,02	0,71	2,00	11	—
35	12	11	50	0,46	0,22	0,17	0,85	4	
21	24	8	61	0,21	0,42	0,19	0,82	21	
42	13	25	44	0,49	0,17	0,45	1,11	8	
19	17	12	65	0,21	0,23	0,27	0,71	34	
50	52	42	13	0,91	0,96	1,16	3,03	16	—
30	7	17	64	0,42	0,07	0,28	0,77	20	
14	5	6	79	0,16	0,08	0,14	0,38	30	
25	20	25	50	0,28	0,39	0,57	1,24	31	
30	39	41	24	0,40	0,49	0,87	1,76	24	—
32	13	9	50	0,41	0,17	0,09	0,67	55	Davon 17 gegabelt
20	15	18	62	0,22	0,18	0,42	0,82	29	—
27	40	43	20	0,29	0,85	1,38	2,52	10	—
12	13	17	60	0,18	0,18	0,30	0,66	5	—
25	10	27	50	0,37	0,20	0,58	1,15	7	—
23	11	34	42	0,29	0,14	1,45	1,88	16	3 typ. <i>Sph.</i> -Plutei
19	20	20	46	0,19	0,29	0,73	1,21	7	2 <i>Sph.</i> -Plutei
19	16	6	64	0,21	0,25	0,10	0,56	3	—
6	31	5	58	0,07	0,41	0,08	0,56	2	—
14	32	14	46	0,14	0,47	0,15	0,76	6	2 reine <i>Strong.</i> -Pl.
9	13	1	79	0,10	0,20	0,01	0,31	4	—



## Fortsetzung II

			Längen		Anzahl der Hälften mit				
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw	
17. II. Stets das ♀ sp	I <sub>1</sub>	W	10,7	14,2	24	65	11	0	
		K	10,0	10,0	23	69	7	1	
	I <sub>2</sub>	W	10,4	13,5	32	61	7	0	
		K	10,3	7,7	27	66	7	0	
	II <sub>1</sub>	W	9,8	16,1	38	52	8	2	
		K	9,9	10,3	45	51	4	0	
	II <sub>2</sub>	W	10,0	14,5	28	44	26	1 <sup>1</sup>	
		K	9,4	10,2	34	57	7	1 <sup>1</sup>	
23. II. Befr. normal. Mittel			W	10,8	12,8	19	57	23	1
26. II. Mittel			W	10,4	14,6	8	66	24	2
1. III. Mittel			17° C	10,3	13,9	23	63	12	2
7. III.		W	11,2	12,5	7	44	45	3 <sup>1</sup>	
		K	11,3	10,0	10	45	42	2 <sup>1</sup>	
13. III.		W	10,5	15,0	17	59	24	0	
		K	10,9	11,8	18	77	5	0	
18. III. W		I <sub>1</sub>	9,6	11,8	10	74	16	—	
		I <sub>2</sub>	10,0	13,3	16	51	27	6	
25. III. 22° C		I <sub>1</sub>	11,2	13,3	2	51	38	9	
		I <sub>2</sub>	10,8	13,2	19	66	15	—	
		II <sub>1</sub>	11,5	12,8	0	64	30	6	
		II <sub>2</sub>	11,2	12,8	17	65	17	1	
25. III. 22° C				11,2	12,1	17	69	13	1
26. III.	I <sub>1</sub>	W	11,1	13,5	16	58	22	4	
		K	10,9	13,5	21	64	15	—	
	I <sub>2</sub>	W	10,7	12,6	14	70	12	4	
		K	11,0	12,7	33	57	9	1	
	II <sub>1</sub>	W	10,4	15,4	14	63	22	1	
		K	11,4	12,8	27	64	8	1	
	II <sub>2</sub>	W	10,9	15,3	19	60	19	2	
		K	11,9	11,9	34	60	5	1	

der Tabelle 12.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma$ M	Anzahl ersch.	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
33	32	25	37	0,48	0,44	0,42	1,34	13	—
13	28	28	40	0,15	0,32	0,62	1,09	10	
62	36	28	20	1,04	0,69	0,63	2,36	10	16 $\Delta$ -Brücken
41	6	29	46	0,47	0,07	0,49	1,03	6	
46	33	23	30	0,59	0,53	0,51	1,63	10	—
29	25	12	45	0,31	0,29	0,18	0,78	5	
63	48	26	16	1,10	0,93	0,56	2,59	10	—
40	22	30	30	0,45	0,28	0,50	1,23	2	
43	35	18	36	0,59	0,56	0,28	1,43	31	—
33	49	30	22	0,60	0,99	0,72	2,31	17	—
32	47	35	22	0,58	0,99	0,78	2,35	15	—
14	6	6	78	0,18	0,08	0,06	0,32	27	—
8	4	5	84	0,09	0,06	0,05	0,20	23	
34	42	11	36	0,38	0,88	0,20	1,46	16	—
18	45	28	35	0,21	0,95	0,82	1,98	14	
40	52	28	20	0,46	1,06	0,34	1,86	20	—
37	33	21	36	0,40	0,51	0,46	1,37	27	
9	34	26	39	0,10	0,60	0,42	1,12	2	—
26	60	24	20	0,26	1,82	0,82	2,90	6	
9	12	8	74	0,11	0,23	0,17	0,51	7	
20	39	12	43	0,23	0,74	0,34	1,31	7	
17	31	6	55	0,20	0,58	0,08	0,86	8	
40	27	15	42	0,50	0,37	0,60	1,47	24	4 Sphaer.-Stäbe mit 7 bis 14 $\Delta$ -Brücken
7	13	13	70	0,07	0,18	0,22	0,47	11	
15	48	3	44	0,16	0,75	0,05	0,96	4	1 $\Delta$ -Brücke
13	9	3	77	0,14	0,13	0,04	0,31	20	
18	26	3	58	0,22	0,37	0,05	0,64	13	—
37	18	20	40	0,41	0,28	0,41	1,10	15	
31	21	1	50	0,38	0,45	0,01	0,84	24	—
13	7	7	73	0,13	0,10	0,15	0,38	32	

## Fortsetzung III

			Längen		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
2. IV.		22° C	11,5	12,4	12	71	17	—
12. IV. 22° C. Norm. befr.		I <sub>1</sub>	10,8	10,8	7	61	30	2
		I <sub>2</sub>	10,8	12,3	1	57	31	8 <sup>3</sup>
		II <sub>1</sub>	10,9	10,1	22	63	15	—
13. IV. 17° C. Arithm. Mittel			11,6	14,0	34	37	22	6 <sup>1</sup>
14. IV. 22° C		I <sub>1</sub>	11,6	15,3	4	66	27	3
		I <sub>2</sub>	11,6	15,6	7	45	42	6
		II <sub>1</sub>	11,0	12,9	34	59	7	—
		II <sub>2</sub>	12,2	13,7	31	48	20	1
16. IV. Mittel		W	10,3	13,1	22	59	19	0
		K	10,4	11,1	17	65	17	1
17. IV. Mittel		W	10,9	13,7	48	47	5	0
		K	11,6	13,3	40	54	6	0
20. IV.		17° C	11,2	12,8	9	72	18	1
23. IV.		W	8,5	11,2	27	49	24	—
		K	10,9	11,9	12	65	23	—
24. IV. Normal befr.		22° C	10,7	12,3	8	45	34	12 <sup>1</sup>
25. IV.	K	I <sub>1</sub>	11,3	12,4	10	70	20	—
		I <sub>2</sub>	11,1	10,9	9	59	30	2
		I <sub>3</sub>	11,2	10,4	29	60	11	—
26. IV.	W	I <sub>1</sub>	9,2	10,4	6	42	33	18 <sup>1</sup>
		I <sub>2</sub>	10,5	11,0	5	43	46	6
		II <sub>1</sub>	11,1	11,1	25	54	19	2
		II <sub>2</sub>	11,0	13,5	28	56	13	3
	K	I <sub>1</sub>	10,7	11,5	4	41	42	12 <sup>1</sup>
		I <sub>2</sub>	11,1	12,0	6	45	43	6
		II <sub>1</sub>	11,3	12,4	11	71	18	0
		II <sub>2</sub>	11,1	10,9	9	61	28	2
27. IV.		17° C	11,6	11,9	12	67	21	—

der Tabelle 12.

Anzahl d. Hälften mit			Gitterlose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	M Br	$\Sigma$ M	Anzahl ersch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br							
14	41	12	44	0,15	1,07	0,32	1,54	8	
4	36	6	57	0,04	0,62	0,08	0,74	6	
23	55	29	18	0,25	1,22	0,68	2,15	11	
9	6	3	84	0,10	0,06	0,03	0,19	7	
21	40	26	28	0,39	0,79	0,58	1,76	15	
7	45	8	46	0,07	0,80	0,14	1,01	11	
11	45	20	40	0,11	1,08	0,32	1,51	16	
3	8	6	84	0,03	0,13	0,06	0,22	3	—
8	13	9	71	0,08	0,19	0,12	0,39	10	
15	37	20	52	0,15	0,86	0,53	1,54	7	
12	35	14	55	0,12	0,76	0,32	1,20	9	—
21	23	11	60	0,23	0,39	0,27	0,89	18	
19	21	11	61	0,23	0,44	0,27	0,94	17	—
10	12	17	72	0,17	0,19	0,32	0,68	14	—
12	11	9	77	0,12	0,17	0,13	0,42	31	
7	4	15	76	0,07	0,04	0,22	0,33	7	—
19	20	22	56	0,23	0,37	0,53	1,13	18	—
32	52	50	10	0,37	0,97	1,04	2,38	7	
24	36	27	30	0,24	0,63	0,53	1,40	19	
12	17	24	50	0,14	0,27	0,50	0,91	27	
4	5	3	88	0,04	0,05	0,03	0,12	17	
14	50	18	30	0,15	1,06	0,39	1,60	7	
26	35	13	43	0,31	0,56	0,33	1,20	13	—
22	49	20	29	0,25	1,11	0,39	1,75	5	
5	7	11	77	0,05	0,07	0,22	0,34	8	
7	28	38	37	0,07	0,53	0,98	1,58	4	—
8	6	4	85	0,09	0,06	0,05	0,20	7	
14	21	5	72	0,14	0,25	0,09	0,48	19	
14	7	20	68	0,14	0,10	0,38	0,62	10	—

## Fortsetzung IV

			Längen		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1afw	2afw	3afw	4afw
30. IV.	W	I <sub>1</sub>	10,8	9,2	12	72	10	5 <sup>1</sup>
		I <sub>2</sub>	10,6	9,2	23	63	14	0
		II <sub>1</sub>	10,2	9,3	12	63	22	3
		II <sub>2</sub>	10,5	9,5	24	61	11	4
	K	I <sub>1</sub>	11,8	9,6	13	67	19	1
		I <sub>2</sub>	11,0	9,8	8	58	33	1
		II <sub>1</sub>	10,9	10,2	8	56	26	10
		II <sub>2</sub>	10,2	9,8	18	67	15	0
1. V. Normal befr.		17° C	10,4	10,4	41	48	10	1
2. V. Normal		17° C	10,6	12,1	27	54	17	2
3. V.	W		10,3	9,8	12	58	30	—
	K		8,9	10,2	2	53	34	11
5. V. Normal		17° C	10,6	11,4	26	58	15	1
6. V.		17° C	11,0	12,5	6	77	14	3
7. V. W	III <sub>1</sub>		11,1	12,3	17	68	13	2
	III <sub>2</sub>		10,6	11,1	30	57	12	1
	IV <sub>1</sub>		10,9	14,8	29	66	5	—
	IV <sub>2</sub>		10,5	12,9	40	59	1	—
	V <sub>1</sub>		10,4	13,8	18	74	8	—
	V <sub>2</sub>		10,4	10,2	26	72	2	—
3. V. Normal		17° C	9,5	10,9	21	64	15	—
9. V.	W		10,1	9,3	9	64	22	5
	K		11,1	8,9	13	65	22	—
10. V.	K		9,5	8,0	20	66	12	2
12. V.	K		10,2	9,3	15	73	11	1
12. V. Normal		17° C	11,9	12,8	12	61	26	1
13. V.	W		11,0	11,2	24	68	8	—
15. V. W	VI <sub>1</sub>		11,6	10,2	20	52	22	6
	VI <sub>2</sub>		11,4	11,0	35	54	11	—
	VII <sub>1</sub>		11,3	9,8	31	59	10	—
	VII <sub>2</sub>		11,3	12,6	46	50	4	—

der Tabelle 12.

Anzahl d. Hälften mit				M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'	
$\gamma$	$\varphi$	Br	Gitterlose Hälften						
15	20	10	61	0,17	0,23	0,12	0,52	10	—
17	27	12	57	0,17	0,35	0,17	0,69	2	—
20	16	10	59	0,21	0,23	0,11	0,55	4	—
29	38	17	36	0,30	0,66	0,41	1,37	16	2 völlige Sph.- $\Delta$ -Stäbe.
10	12	11	71	0,10	0,16	0,28	0,54	14	2 $\Delta$ -Stäbe.
3	11	14	75	0,03	0,14	0,44	0,61	11	—
13	23	12	61	0,15	0,42	0,25	0,82	19	—
9	27	8	62	0,12	0,47	0,15	0,74	17	—
17	21	6	65	0,17	0,25	0,08	0,50	8	—
26	16	16	52	0,26	0,22	1,94	2,42	29	4 reine Sph.- Plutei.
24	18	27	38	0,35	0,32	0,50	1,17	21	—
25	22	22	46	0,46	0,32	0,43	1,21	7	—
18	7	20	65	0,20	0,07	0,56	0,83	8	—
7	16	13	76	0,11	0,24	0,23	0,58	9	—
14	21	17	57	0,15	0,34	0,32	0,81	25	—
8	10	8	78	0,08	0,15	0,18	0,41	13	
9	26	16	52	0,09	0,53	0,33	0,95	29	
7	13	5	76	0,07	0,16	0,11	0,34	20	
18	26	32	41	0,20	0,56	1,12	1,88	36	
5	12	11	74	0,05	0,18	0,28	0,51	8	
5	9	6	82	0,05	0,11	0,06	0,22	11	—
12	36	32	30	0,12	0,80	0,61	1,53	2	1 reiner Sph.- Plutei.
8	30	30	40	0,08	0,54	0,60	1,22	4	—
7	11	6	78	0,07	0,12	0,18	0,37	5	—
3	2	3	92	0,03	0,02	0,05	0,10	4	—
10	22	20	51	0,10	0,47	0,38	0,95	12	—
16	20	25	47	0,17	0,34	0,47	0,98	30	—
30	27	34	24	0,54	0,42	0,79	1,75	32	—
8	12	11	73	0,08	0,18	0,18	0,44	17	
28	27	10	48	0,31	0,61	0,26	1,18	12	
5	3	1	93	0,05	0,03	0,01	0,09	5	



auch nur für 3 Zuchten Angaben über die Brückenanzahlen vor. — 1900 arbeitete Vernon nur im März, April, Juli und August. Im Juli und August fand er mehr Brücken (32, 50, 16, 40, 16, 12, 3% der Plutei haben Brücken) als im März und April (8,6, 3,9% haben Brücken). Diese Beobachtungen sprechen zwar sicherlich nicht gegen einen Saisondimorphismus, aber um sein Bestehen exakt zu beweisen, genügen sie nicht; die beiden Werte im März und April können zufällig niedriger sein als die Werte im Hochsommer. — Dagegen lassen sich Doncasters Befunde zugunsten eines Saisondimorphismus deuten. Er führte außerordentlich zahlreiche Versuche vom Februar bis Juli sowie im Dezember aus. Die Brückenanzahlen seiner Versuche habe ich zu Durchschnittswerten<sup>1)</sup> für die einzelnen Monate in folgender Tabelle zusammengefaßt:

Brückenanzahlen aus Doncasters Tabellen.

Monat	Anzahl der Ver- suche	Anzahl der Hälften mit			Anzahl der Ver- suche	Länge der af	Anzahl der Ver- suche	Länge der asch
		mehr als 4 Br	weniger als 4 Br	0 Brücken				
Februar . . .	11	0	3,5	96,5	1	15?	1	16?
März . . .	33	0	4,0	96,0	1	10,8?	1	17,8?
April . . .	4	0	6,3	93,7	3	16,5?	3	19,4?
Mai . . .	49	1	16,3	82,7	18	17,2	16	18,3
Juni . . .	55	1,4	24,5	74,1	42	18,7	9	19,5
Juli . . .	7	3,6	27,1	69,3	7	14,7	—	—
Dezember . .	21	0,7	14,0	85,3	20	14,0	20	17,9

Die Tabelle zeigt deutlich, daß die Mutterähnlichkeit der Larven im Durchschnitt gegen den Hochsommer zu stetig zunahm bis einschließlich zum Juli. Im Dezember waren die Larven weit stärker vaterähnlich als im Juli, aber noch mutterähnlicher als in der Zeit vom Februar bis zum April. Die Analarmängen sind gerade in den Wintermonaten nur in seltenen Fällen gemessen worden, so daß die Frage

<sup>1)</sup> Bei der großen Anzahl von Versuchen verschiedenster Art, die Doncaster durcheinandergreifend ausführte, erscheint man berechtigt, solche Durchschnittswerte zu berechnen, ohne im einzelnen die Versuchsfaktoren auf ihre Häufigkeit in den verschiedenen Monaten vergleichend abzuzählen.

offen bleiben muß, ob nicht der ganze Saisondimorphismus Doncasters nur dadurch vorgetäuscht wird, daß die Winterlarven kürzere Analarmer hatten als die Sommerlarven (vgl. S. 48—50 sowie S. 94). Die in der Tabelle angegebenen Zahlen berechtigen freilich nicht mit Sicherheit zu einem derartigen Einwande (vgl. den Schlußabsatz dieses Kapitels, S. 161/162).

Herbsts folgende Beobachtungen endlich wurden bei konstanter Temperatur angestellt. Er fand dabei, wie Doncaster auch, im April mehr Ansätze zur Gitterbildung als in den Wintermonaten bis zum März. Freilich erscheinen die Anzahlen der verwendeten Tiere sehr gering (im April 4 ♀♀, 7 ♂♂), wenn man sich den außerordentlichen Umfang der ungleicheren Variabilität (vgl. Tabelle 11) vor Augen hält. Im Hochsommer machte Herbst keine Versuche: einige seiner Winterzuchten sind auch bei niedriger Temperatur nicht gerade extrem patroklin (Vererbungsstudien II/III, S. 190); vom November bis Januar kamen in drei von sieben Kältezuchten Analarmerstützen mit nicht weniger als acht Brücken vor. Herbsts Versuche genügen also aus anderen Gründen ebensowenig wie die von Vernon ausgeführten, um das Bestehen eines Saisondimorphismus zu beweisen.

Meine eigenen Versuche habe ich in der Tabelle 12 auf S. 148 bis 157 zusammengefaßt, wobei jede Zeile im allgemeinen einer neuen Nachkommenschaft entspricht; nur Geschwisterzuchten verschiedener Temperaturen wurden gelegentlich darin aufgenommen, dagegen sonst von jedem Elterpaar nur eine einzige Zucht aufgeführt [bei Versuchen über abnorme äußere Bedingungen die normal gehaltene Kontrollzucht, bei Versuchen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten das arithmetische Mittel der 4 Geschwisterzuchten usw.]. Im ganzen habe ich die Nachkommen von 120 Elterpaaren, welche vom Juli 1912 bis zum Mai 1913<sup>1)</sup> miteinander bastardiert wurden, darin aufgenommen. In Tabelle 13 (S. 160/161) sind aus sämtlichen Zuchten jedes einzelnen Monates die arithmetischen Mittelwerte berechnet, in der gleichen Weise, wie ich es auf Seite 158 für Doncasters Versuche ausführte.

Die Kolumne MT gibt die mittlere Temperatur sämtlicher Zuchten des betreffenden Monates; sie liegen ziemlich nahe beieinander, wenn man von den zwei Januarzuchten absieht. Die dritte Kolumne gibt ein Maß für die Zuverlässigkeit der Mittelwerte. Den Zahlen vom Januar,

<sup>1)</sup> Im September konnte ich keine Versuche ausführen, da ich diesen Monat nicht in Neapel verlebte.

Tabelle 13. Monatsmittelwerte aus

Monat	MT °C	Anzahl d. Elter- paare	Längen		Anzahl der Hälften mit			
			asch	af	1 afw	2 afw	3 afw	4 afw
Juli . . . . .	15	3	10,0	9,2	9	58	29	4
August . . . . .	17	4	9,7	8,7	21	60	18	1
Oktober . . . . .	17	5	9,7	13,4	15	64	20	1
November . . . . .	16	6	9,9	10,6	12	56	29	2 <sup>1</sup>
Dezember . . . . .	16,8	18	10,3	11,4	28	53	17	2
Januar . . . . .	22	2	9,5	8,6	7	42	34	10 <sup>7</sup>
Februar . . . . .	17,6	16	10,2	12,0	29	59	12	—
März . . . . .	19,3	14	10,9	13,0	17	61	20	2
April . . . . .	17,4	30	10,9	11,6	16	58	23	3
Mai . . . . .	19,1	22	10,6	11,2	23	60	15	2
			Σ = 120					

Juli und August ist nicht allzuviel Bedeutung zuzumessen, nicht viel mehr auch denen von Oktober und November; immerhin erscheint das Material groß genug, um reine Zufälligkeiten auszuschließen.

Die Längen der Scheitelstäbe und der Analarme differieren ohne alle Regelmäßigkeit um geringe Beträge. Die Anzahlen der Analarmstützen stimmen stets recht gut überein; etwas stärker väterliche Werte lieferten Dezember und Februar sowie der Mai: die mütterlichsten Werte finden sich gerade im Januar [dieser Wert ist freilich besonders unzuverlässig]. Ganz überraschend einförmig sind die Zahlen, die sich auf die Ansätze zur Gitterbildung beziehen: am väterlichsten sind gerade die Sommerzuchten des Juli und August, deren Werte sich ebenfalls nur auf wenige Zuchten (3 und 4 Elterpaare), dazu noch solche mit sehr kurzen Analarmen, stützen und deshalb unzuverlässig sind. Besonders schön stimmt die sicherlich wesentliche und besonders stark variable Zahl ΣM überein: beschränkt man sich auf die zuverlässigeren Zahlen, die aus mehr als 5 Elterpaaren gewonnen sind, so schwankt sie zwischen den engen Grenzen 1,38 und 0,89. Ebenso gleichförmig sind die Anzahlen der oralen Scheitelstäbe, wenn man wieder den unzuverlässigen Januarwert ausschaltet.

Es dürfte wohl schlechterdings unmöglich sein, diese Zahlen im Sinne eines Saisondimorphismus zu verwerten. Dabei ist die Zahl der Versuche wenigstens in der zweiten Hälfte meiner Untersuchungen (102 Versuche, ziemlich gleichmäßig auf die Monate Dezember bis Mai

sämtlichen Versuchen der Tabelle 12.

Anzahl der Hälften mit			Gitter- lose Hälften	M $\gamma$	M $\varphi$	MBr	$\Sigma$ M	Anzahl orsch'
$\gamma$	$\varphi$	Br						
12	6	13	69	0,13	0,08	0,19	0,40	9
2	4	1	93	0,02	0,04	0,01	0,07	?
13	15	7	72	0,15	0,18	0,12	0,45	5
16	31	23	53	0,17	0,59	0,62	1,38	26
28	25	28	44	0,33	0,30	0,71	1,34	17
31	26	25	37	0,40	0,33	0,48	1,21	40
29	24	22	42	0,39	0,41	0,50	1,30	10
22	29	14	51	0,27	0,56	0,29	1,12	16
13	26	15	56	0,14	0,48	0,32	0,94	12
14	18	16	60	0,17	0,30	0,42	0,89	15

verteilt, so daß durchschnittlich 17 untersuchte Elterpaare auf den Monat kommen) hoch genug; hätte ein Saisondimorphismus im Sinne Vernons bestanden, so hätte ich ihn wahrnehmen müssen.

Offenbar bestand zur Zeit meiner Untersuchungen kein Saisondimorphismus, die Zuchten der einzelnen Monate vererbten im Durchschnitt gleich stark mütterlich, Unterschiede zwischen Sommer- und Winterzuchten konnte ich nicht beobachten.

Ob der von Doncaster beobachtete Saisondimorphismus und die eindeutige Abhängigkeit der Vererbungsrichtung von der Temperatur nur dadurch vorgetäuscht ist, daß verschieden gesunde Larven verglichen wurden, oder ob sich die Seeigel zu Doncasters Zeiten wirklich anders verhalten haben, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Mir persönlich ist die erstere Annahme wahrscheinlicher, da Doncaster selbst (vgl. S. 47—50) an mehreren Stellen seiner Arbeit von einem Parallelismus zwischen Gesundheitszustand und Vererbungsrichtung spricht — je gesünder die Larven, um so mutterähnlicher sind sie — und auch in meinen Zuchten die Larven im Frühjahr weit gesünder waren als im Winter, so daß ich z. B. im Januar überhaupt nur zwei brauchbare Zuchten erhielt, obwohl ich mit mindestens 30 Elterpaaren Bastardierungen ausführte. — So sehe ich auch in den Befunden Doncasters keinen Grund gegen meine Überzeugung, daß gleichmäßig gesunde Zuchten, d. h. solche, die allein exakt verglichen werden können, zu jeder Jahreszeit im Durchschnitt etwa gleich stark mütterlich sind.

und daß die Temperatur einen eindeutigen Einfluß auf die Vererbungsrichtung nicht besitzt.

Nachdem ich am Schlusse der Darstellung meiner gesamten Versuche angelangt bin, fasse ich die hauptsächlichsten Ergebnisse nochmals zusammen.

Aus dem Vergleiche gesunder, ausgewachsener Nachkommen desselben Elterpaares wurde folgendes erschlossen:

Die Merkmale einer Zucht sind unabhängig vom Sauerstoffgehalt, der Salzkonzentration und dem Alkalinitätsgrade des Seewassers, in dem die Gameten vor oder während der Befruchtung sich befinden und worin die Entwicklung abläuft. Die Nahrung der Larven hat sicher, die Beleuchtung höchstwahrscheinlich ebenfalls keinen Einfluß auf die Ausbildung der Larvenmerkmale.

Die Temperatur ist der einzige äußere Faktor, der gelegentlich die Ausbildung der Bastarde beeinflußt; in der Hälfte der untersuchten Nachkommenschaften trat keine Beeinflussung auf, bei einem Viertel waren die Wärmelarven, beim letzten Viertel der Nachkommenschaften die Kältelarven mütterlicher.

Der Charakter einer Zucht ist mitbestimmt von der Stelle der Gonade, woher die meisten Gameten entnommen sind. Gameten des Ausführanges („spontane“) vererben in beiden Geschlechtern die Artmerkmale bald stärker, bald schwächer, bald ebenso stark wie die Gameten aus den blinden Schläuchen der oralen Gonadenspitzen desselben Tieres („zurückgehaltene“ Gameten). Wenn spontane und zurückgehaltene Gameten desselben Tieres verschieden stark vererbten, so stand die Vererbungsstärke von Gameten aus der Mitte der Gonade mitten zwischen den Vererbungsstärken jener.

Wenn es gelingt, ein Elterpaar mehrmals nacheinander zu bastardieren, so sind die Zuchtwerte aus den späteren Befruchtungen bei manchen Elterpaaren mütterlicher, bei anderen väterlicher als die Zuchtwerte der ersten Befruchtung, bei einem der Elterpaare aber ergaben drei aufeinanderfolgende Befruchtungen unveränderte Zuchtwerte.

Innerhalb der untersuchten Grenzen waren Geschwisterzuchten stets gleich gesund und gleich stark gewachsen, mochten die verwendeten Gameten spontane oder zurückgehaltene, spontane von heute oder spontane von einem späteren Tage gewesen sein. —

Der Vergleich von Nachkommenschaften verschiedener Elternpaare führte zu folgenden Ergebnissen:

Jeder Seeigel, sowohl jeder *Strongylocentrotus* wie auch jeder *Sphaerechinus*, zeigt ein ihn allein kennzeichnendes Verhalten bei der Bastardierung, mit andern Worten, jedes Individuum hat im Augenblick der Befruchtung eine nur ihm eigentümliche Individualpotenz.

Ein Saisondimorphismus im Sinne von Vernon und Doncaster läßt sich bei ausschließlicher Betrachtung gesunder Larven nicht nachweisen.

[Der Schluß der Arbeit (vgl. Inhaltsverzeichnis, Abschnitt D bis G) folgt im zweiten Doppelhefte dieses Jahrganges.]



## Kleinere Mitteilungen.

### Waren die *Salix*-Hybriden Wichuras wirklich konstant?

von Dr. M. J. Sirks, Haarlem.

(Eingegangen am 30. August 1915.)

Die Frage, ob es in Wahrheit nichtspaltende, sofort konstante Bastarde gibt, ist beim heutigen Stande der modernen Vererbungslehre von einer solchen Wichtigkeit, daß eine kritische Revision eines jeden als Bestätigung betrachteten Beispiels gerecht erscheint. So werden noch immer die Bastardierungsversuche, welche Max Wichura<sup>1)</sup> mit verschiedenen *Salix*-Arten angestellt hat, von Verteidigern des Vorkommens dieser intermediären konstanten Hybriden als Stütze ihrer Auffassung angeführt, so z. B. von de Vries, welcher (Mutationstheorie II, S. 72) sagt: „Wichura nennt die Hybriden seiner Weiden konstant in den vier Fällen, wo reine Befruchtung möglich gewesen ist.“

Als ich nun vor einiger Zeit beim Studium älterer Vererbungsliteratur auch die klassische Originalarbeit Wichuras in die Hände erhielt, war ich nicht wenig erstaunt, darin Angaben zu finden, welche nicht nur die Konstanz der Weidenbastardierungen zweifelhaft erscheinen lassen, sondern gerade im Gegenteil mit Bestimmtheit auf eine Inkonstanz, eine Spaltung dieser Hybriden hinweisen. Die Sache scheint mir von genügendem Interesse, um an dieser Stelle die wichtigsten Aussagen Wichuras zu wiederholen, weil die Arbeit selber wenig zugänglich und ziemlich selten zu sein scheint.

Ein wichtiger Umstand, welcher die Bedeutung der Wichuraschen Speziesbastarde als Stütze für intermediäre konstante Bastardbildung sehr herabsetzt, ist die Abwesenheit von Angaben bezüglich der Größe der Generationen; nur in einigen Fällen sagt Wichura hierüber etwas Näheres, z. B. S. 52: „Bei der beschränkten Räumlichkeit unseres Gartens habe ich nur

<sup>1)</sup> Max Wichura, 1865. Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich erläutert an den Bastarden der Weiden. (Breslau, 1865. 95 S. 2 Taf.)

vier binäre Bastarde in mehreren Exemplaren gezogen.“ Genaue Zahlenangaben finden sich aber nicht vor.

Die einzige Stelle, wo Wichura die Konstanz seiner Hybriden zu verteidigen sucht, und welche Anlaß gegeben hat zu der vielverbreiteten falschen Meinung, daß diese Bastarde wirklich konstant sein würden, finden wir auf S. 27: „Wird ein Bastard mit dem eigenen Pollen befruchtet, so sind die Produkte den beiden Elternpflanzen gleich oder ähnlich. Der Bastard hat also, soweit er überhaupt fruchtbar ist, auch die Fähigkeit, sich in seiner Eigentümlichkeit fortzupflanzen.“ Man sieht: „gleich oder ähnlich“, und weiter wird die Konstanz noch zweifelhafter, wenn Wichura sagt (S. 28): „Die einzelnen Individuen zeigten zwar teilweise mancherlei Abweichungen, hatten aber im allgemeinen dieselbe Bildung.“

Derartige Äußerungen lassen nun m. E. die Wichurasche Arbeit als eine überaus schwache Beweisführung für die eventuelle Konstanz der erhaltenen Bastarde erkennen: vielmehr würde eine Inkonstanz, eine Spaltung dieser Hybriden also, gefolgert werden können aus den Resultaten seiner Rückkreuzungen zwischen Bastarden und „echten“ Arten. Die diesbezüglichen Untersuchungen gaben ihm Anlaß zu den nachstehenden Schlussfolgerungen:

„Als ich zur Vorbereitung dieses Berichts das gesamte, aus meinen Versuchen gewonnene Material, welches ich in getrockneten Exemplaren besitze, einer Musterung unterwarf, fiel es mir zuerst auf, daß ich fast überall, wo ich hybriden Pollen zur Befruchtung, gleichviel ob bei echten Arten, einfachen oder komplizierten Bastarden benutzt hatte, einer großen Vielseitigkeit der einzelnen Individuen begegnete, während hybride Eier in Verbindung mit dem Pollen einer echten Art selbst bei den komplizierten Bastarden sehr konforme Bildungen geliefert hatten . . . Bei der Übereinstimmung so vieler vorliegender Tatsachen konnte ein Zufall nicht wohl vermutet werden: dennoch zweifelte ich noch, ob ich hier einem Naturgesetz auf die Spur gekommen sei, welches für die Erkenntnis des Ursprungs der Varietäten im Pflanzenreiche überhaupt wichtig zu werden versprechen dürfte“ (S. 53—54). Dann gibt Wichura einige Zitate aus dem Buche Gaertners und schließt seine Betrachtungen im Kapitel „Gestalt der Bastarde“ wie folgt:

„Noch allgemeiner haben meine Versuche über Weidenbastarde Polymorphie der Zeugungsprodukte überall ergeben, wo hybrider Pollen, Konformität der Zeugungsprodukte hingegen, wo Pollen einer echten Art zur Befruchtung verwendet wurde. Wir werden daher vielleicht dem Pollen der Bastarde eine varietätenbildende Kraft zuschreiben können, während den Eiern derselben, da sie, mit echtem Pollen befruchtet, ebenso gleichförmige Zeugungsprodukte liefern wie die Eier der echten Arten, eine vermehrte Neigung zur Varietätenbildung in der Regel nicht inne zu wohnen scheint. Nur eine Beobachtung finden wir bei Gaertner aufgezeichnet, die für die An-

nahme, daß auch die Eivarietäten bei den Bastarden zahlreicher als bei den echten Arten sein können, einen wenn auch nur entfernten Anhalt gewährt. Bei Befruchtung eines Bastards mit dem Pollen der Vaterpflanze (i. e.  $[a + \sigma b] + \sigma b$ ) erwachsen ihm nämlich ziemlich konstante Formen, wenn der weibliche Bastard ein fruchtbarer war; variable dagegen, wenn derselbe einen geschwächten Grad von Fruchtbarkeit besaß. Der Grund der Vielgestaltigkeit der Zeugungsprodukte konnte hier nicht wohl in dem Pollen liegen, der in beiden Fällen einer echten Art angehörte; dagegen läßt die beginnende Unfruchtbarkeit der weiblichen Pflanze eine stattfindende Verkümmern oder Mißbildung der Eier, auch wo sie noch fruchtbar sind, als wahrscheinlich erscheinen, so daß sich die Annahme von Varietäten, deren Entstehung auf eine Umbildung der Eier zurückzuführen ist, allenfalls rechtfertigen würde. Man sieht, die Frage ist noch weit davon entfernt, ins klare gebracht zu sein, doch scheint durch Gaertners und meine eigenen Beobachtungen wenigstens festgestellt, daß die Zeugungsprodukte des hybriden Pollens vielgestaltiger als die des Pollens echter Arten sind, und schon dieses Resultat für sich allein ist von der größten Wichtigkeit, da es über den sonst so geheimnisvollen Vorgang der Varietätenbildung uns einen, wenngleich vorläufig nur entfernten Aufschluß zu geben verspricht“ (S. 56—57).

Im Schlußkapitel „Allgemeine Betrachtungen“ kommt Wichura auf diese Sache zurück, gibt hier aber mehrere Hypothesen daneben, welche die Klarheit der Vorstellung ziemlich herabsetzen, und deshalb weniger wichtig sind.

Sehen wir nun die Befunde Wichuras vom Standpunkte der modernen Erblichkeitsforschung, so erhellt, daß sie keineswegs auf Konstanz der Bastarde hinweisen und daß, wenn wir ihnen eine Bedeutung auch für die Jetztzeit beimessen dürfen, sie vielmehr einen Beweis für die Spaltung dieser Hybriden liefern. Besonders die schon von Wichura gesperrten Worte: „daß die Zeugungsprodukte des hybriden Pollens vielgestaltiger als die des Pollens echter Arten sind“ lassen wohl keine andere Deutung als möglich erkennen. Daß die hybriden Eizellen weniger „varietätenbildend“ sind, findet vielleicht hierdurch Erklärung, daß Konstanz seitens der Mutter immer Verdacht auf Apogamie hegen läßt.

## Referate.

Collins, G. N. A more accurate method of comparing first-generation maize hybrids with their parents. Journal of agricultural research Washington Vol. III, 1914 (p. 85—91).

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die  $F_1$ -Generation bei Kreuzungen von Maisvarietäten eine Zunahme der Stärke der Pflanze und des Ertrages zeigt: und zwar ist diese Zunahme oft so groß, daß dieser Faktor der erhöhten Produktivität einen Wert für die Praxis besitzt. Deshalb ist es sehr wünschenswert, daß man die Ursachen zu ergründen versucht, die bei einigen Kreuzungen solche Zunahmen hervorrufen, während diese bei anderen nur gering oder auch gar nicht eintreten. Hierfür ist es nun zunächst wichtig, eine wirklich zuverlässige Methode auszuarbeiten, durch die der Effekt der Kreuzung festzustellen ist, ohne durch die anderen Faktoren, die den Ertrag erhöhen können, beeinträchtigt zu werden. Die bisherigen Methoden, die  $F_1$ -Generation der Hybriden mit ihren Eltern zu vergleichen, waren durch mehrere Punkte nicht einwandfrei, so durch den Mangel der genügenden Erkenntnis der individuellen Verschiedenheiten der Hybriden, durch das unnormale Verhalten der geselbsteten Maispflanzen bei den Eltern und schließlich durch die Schwierigkeit, für die Vergleiche absolut gleichwertigen und gleichaltrigen Samen von Hybriden und Eltern zu erhalten.

Der Verf. beschreibt nach diesen Hinweisen nun die von ihm ausgearbeitete folgende Methode, die diese Fehler eliminieren soll.

Von zwei Maisvarietäten werden je zwei Pflanzen ausgesucht,  $A_1$ ,  $A_2$  und  $B_1$ ,  $B_2$ . Hiermit werden folgende Kreuzungen gemacht und zwar durch künstliche Bestäubung:  $A_1 \times A_2$ ,  $A_2 \times B_1$ ,  $B_1 \times B_2$ ,  $B_2 \times A_1$ . Diese ergeben zwei Hybridenkolben jeder Varietät und eine Kreuzung in jeder Varietät selbst. Nun nimmt der Verf. an, daß der mittlere Ertrag den die Saat der zwei Hybridenkolben gibt, verglichen mit dem mittleren Ertrag der Saat von den zwei Elternkolben ein Maßstab für den Hybridisationseffekt sein muß. Dadurch, daß die Hybriden die Pflanzen in sich schließen, die auch benutzt werden, um den reinen Samen zu erzeugen, müssen individuelle Verschiedenheiten, die den Ertrag beeinträchtigen könnten, in Hybriden und reinem Samen gleich sein. Außerdem sind die Samen auch im Alter gleichwertig. Um nun einen möglichst exakten Vergleich der so gewonnenen vier Kolben zu bekommen, wird je ein Korn aus jedem Kolben in den gleichen Erdhügel gesteckt. Genau gleich große Erdhügel werden gemacht, in diese durch vier gleich lange hölzerne Nägel in der gleichen Entfernung Löcher gebohrt und in jedes Loch ein Same getan und zwar auf jedem Hügel in das betreffende

gleiche Loch der betreffende gleiche Same. Bei der Ernte werden nur die Hügel geerntet, auf denen alle vier Pflanzen gekeimt und gewachsen waren und von diesen jede Pflanze extra gesammelt und gewogen. Es wird so der Ertrag der vier Sorten jedes Hügels festgestellt und als Prozent des Ertrages vom ganzen Hügel berechnet. Zum Schluß wird der Durchschnitt des Prozentsatzes einer Sorte von allen Hügeln genommen und damit das Verhältnis der vier Sorten zueinander berechnet.

Der Verf. schließt an diese Beschreibung der Methode gleich ein von ihm selbst ausgeführtes Beispiel, in dem noch die Wägungen und Messungen der Pflanzen näher beschrieben werden. Bei diesem Beispiel ist der betreffende Maisbastard immer der Mutter ähnlicher als dem Vater und da diese sehr verschieden voneinander sind, so sind es auch die Bastarde im Wuchs und Ertrag. Dies konnte durch die obige Methode erkannt und festgestellt werden, so daß ein Irrtum in bezug auf das Resultat der Kreuzung, der sich bei der Aussaat nur eines Bastardes leicht hätte einstellen können, vermieden wurde.

L. von Graevenitz.

**Richardson, C. W. 1914. A preliminary Note on the Genetics of *Fragaria*. Journal of Genetics, 3, S. 171—177.**

Aus der Gruppe *Frag. vesca semperflorens*, die Monatserdbeere unserer Gärtner, wurde eine Ausläufer bildende Form mit einer keine Ausläufer bildenden Form gekreuzt.  $F_1$  war einheitlich, sie bildet Ausläufer:  $F_2$  spaltet. Zahlenangaben sind nicht gemacht. — Die Kreuzung weißfrüchtig  $\times$  rotfrüchtig ergab einheitliche, rotfrüchtige  $F_1$ , in  $F_2$  Spaltung 70 rote : 20 weißfrüchtige Individuen.

*Frag. vesca monophylla*, bei der an einzelnen Pflanzen im Frühjahr und Herbst einzelne 2- und 3-teilige Blätter auftreten, gibt bei Kreuzung mit normaler Blattform einheitliche, normaldreiblättrige  $F_1$  und in  $F_2$  Spaltung in 177 normal — : 73 einblättrige Pflanzen.

Das wiederholte Blühen verschiedener Gartenvarietäten, das sog. „Remontieren“, wird auf frühere Kreuzungen mit Monatserdbeeren zurückgeführt; R. erzielte aber aus der Bastardierung *Fr. vesca semperflorens* · Gartenvarietäten nur Pflanzen mit kümmerlich entwickelten Blüten, ohne Pollen und bei Rückkreuzung mit einem Elter nur wenig Samen. Selbstbefruchtung remontierender Sorten ergab verschiedene Verhältniswerte von remontierenden und nicht remontierenden Nachkommen. Reinzucht von remontierenden Sorten scheint leichter zu gelingen als solche nicht remontierender.

Die mannigfachen Geschlechtsverhältnisse bei *Fragaria* reizen zum Studium der Vererbung des Geschlechtes. Es muß hierzu aber zunächst das Material genau diagnostiziert werden. Die angeführten Kreuzungen haben alle *Fr. virginiana* rein weiblich als Mutterpflanze und ergaben in  $F_1$ :

- $\times$  *chiloensis* ♂: 16 ♀, 12 ♂, 6 ♀ Nachkommen,
- $\times$  *chiloensis lucida* ♂: 49 ♀, 27 ♂, 16 ♀ Nachkommen,
- $\times$  *grandiflora* ♀: 20 ♀, 0 ♂, 14 ♀ Nachkommen.

Den Schluß bilden Miszellen über laufende Versuche.

Auffallend ist, daß R. keinerlei Erwähnung der von Millardet und Solms-Laubach beobachteten muttergleichen  $F_1$ -Individuen tut. Anscheinend hat er solche nicht beobachtet.

Th. Roemer.



Salmon, E. S. 1914. On the appearance of sterile „Dwarfs“ in *Humulus Lupulus* L. *Journal of Genetics*, 3, S. 195—200.

Verfasser berichtet über Befruchtungen an verschiedenen Varietäten von *Humulus Lupulus*, die in den letzten sieben Jahren ausgeführt worden sind. Schon kurze Zeit nach dem Aufgang der Sämlinge sind mehr oder weniger Individuen deutlich verschieden von den beiden Elternpflanzen: sie produzieren dünne, schwache, fadenähnliche Stengel, die nicht befähigt sind zu ranken, und gelangen nicht zur Blüte. S. nennt diese „Zwerge“ (Dwarfs). Die Blätter dieser „Zwerge“ sind schmaler als die normaler Pflanzen; Bildung von vegetativen Vermehrungsorganen unterbleibt; die Lebensdauer ist verringert. Das zahlenmäßige Auftreten dieser „Zwerge“ wird an folgenden Beispielen gezeigt:

1. ♀ 5 × ♂ M 8 = 52 normale Pflanzen: 35 Zwerge (= 9:7),
2. ♀ 4 × ♂ G 27 = 66 normale Pflanzen: 1 Zwerg (falsche Befruchtung?),
3. ♀ 1 × ♂ Z 12 = 120 normale Pflanzen: keine Zwerge,
4. ♀ 14 × ♂ Oregon = 79 normale Pflanzen: 30 Zwerge im vierten Jahre nach der Saat, wobei zu beachten ist, daß in diesen vier Jahren schon mehrere „Zwerge“ abgestorben waren. Zu bemerken ist noch, daß unter den Zwergen zwei Typen vorhanden sind, von denen der eine kleiner, weniger wüchsig und von geringerer Lebensdauer ist als der zweite Typ, der aber gegen normale Pflanzen seinerseits noch um ein Erhebliches zurückbleibt. Diese Zwerge bei *H. Lupulus* sind verschieden von denen Figdors bei *H. Japonicus*, diese sind fertil und beeinflussbar durch Außenfaktoren, jene sind steril und nicht beeinflussbar durch Ernährung und Belichtung.

In Fußnoten werden die Geschlechtsverhältnisse der normalen Pflanzen dieser Kulturen angegeben.

Th. Roemer.

Eisenberg, P. 1914. Untersuchungen über die Variabilität der Bakterien. III—V. *Centrallbl. Bakt. u. Parasitenk.* 1. Abt. Orig. 73, S. 81—123, 449—488.

Unter den neueren Arbeiten über die sog. Bakterienmutationen verdienen die Eisenbergschen besondere Beachtung einmal wegen des sehr umfangreichen experimentellen Beitrages zur Lösung der Frage, andererseits wegen der sehr klaren Stellungnahme zu den Ergebnissen der allgemeinen Erbkheitsforschung. Eisenberg hat in fünf Mitteilungen (I und II in Band 63 und 66, 1912) über seine Untersuchungen berichtet und in der letzten diskutiert er zusammenfassend ihre theoretische Bedeutung.

Die mitgeteilten Beobachtungen bestätigen die in dieser Zeitschrift (X S. 278) referierten von Baerthlein, auch die von Beijerinck u. a., bringen aber auch verschiedene neue Resultate. Während Baerthlein die von ihm beobachteten Erscheinungen alle als gleichartig zu den Mutationen rechnet, weiß Verf. auch über typische Modifikationen zu berichten. Solche „Umstimmungen“, wie er sagt, betrafen z. B. die Hemmung der Sporulation von Milzbrandbazillen infolge von Kultur auf stark autoklavierem Agar (Mitt. I), Variationen von *Bacillus prodigiosus* auf gewöhnlichem Agar oder in flüssigen Nährlösungen (IV) u. a. mehr; bei Überimpfen auf frischen Nährboden oder nach Tierpassagen kehrt der Organismus zur Ausgangsform zurück. Als echte Mutationen (siehe unten) sind dagegen anzusehen:

1. Die Umwandlung des typisch sporogenen Milzbrandbazillus in einen asporogenen durch 5—20fache Passage auf Glycerin-Agar (I). Beide Formen kommen in der Natur gemischt vor und lassen sich durch Auslese leicht



trennen (durch Erhitzen auf 80–90° erhält man die sporogene, durch 12–30-stündiges Überimpfen die asporogene). Ein Rückschlag zur sporogenen Form fand nicht statt — es gelang auch auf keine Weise ihn künstlich zu erzielen, so daß die Form als ganz konstant anzusehen ist (III). Das Verschwinden der sporogenen Form in sich selbst überlassenen Kulturen ist auf Auslesevorgänge ähnlich dem oben skizzierten zurückzuführen, wie an einer künstlich hergestellten Mischkultur gezeigt wurde. Die III. Arbeit untersucht Ursache und Art dieser Umwandlung. Insbesondere konnte nachgewiesen werden, daß die Umwandlung eine sprunghafte ist — ja höchst wahrscheinlich im Lauf einer Generation stattfindet, denn es gingen aus altem Sporenmaterial direkt asporogene Kulturen hervor.

2. Die Umwandlungen von 48 Cholerastämmen, die im Anschluß an die Baerthleinschen Arbeiten versucht und erreicht wurden. (II. u. V. Mitt.)

3. Variationen von *Bacillus prodigiosus* nach Chromogenität, Gefüge der Kolonien und Wachstumsintensität (IV), von *Bacillus violaceus* u. a. in morphologischer und physiologischer Hinsicht im Anschluß an die Arbeiten von Beijerinck (IV u. V).

Verf. sieht es nach diesen Ergebnissen als berechtigt an, den Ausdruck Mutation für diese Erscheinungen beizubehalten, wenn man sich dabei bewußt bleibt, daß die Eigenart der Bakterien einige besondere Voraussetzungen in diesen Begriff mit aufnimmt. Dazu gehört einmal, daß die Sprunghaftigkeit der Umwandlung schwer nachzuweisen ist, daß man sie aber wohl als bewiesen ansehen kann, wenn man 20–30 Bakteriengenerationen in Parallele setzt zu einer Generation der Metazoen, wo zwischen zwei Keimzellen eine große Zahl von Zellteilungen eingeschaltet ist.

Der Begriff der Richtungslosigkeit — der übrigens in der Literatur bald als Zweck- bzw. Nutzlosigkeit, bald als Fehlen einer Ursache (Tönniessen) gedeutet wird (Ref.) — wird ohnehin nicht mehr als Kriterium für die Mutation angesehen.

Als Ursache erkannte Verf. sehr starke Reize; daher ergeben sich zwei Entstehungsbedingungen für die Mutationen, deren erste Anhäufung von Stoffwechselprodukten ist: flüssige Nährböden gaben infolgedessen mehr Mutanten als feste: solche mit Zusatz mehr als normale, alkalische mehr als saure; dazu kommen osmotische Einflüsse, Temperatur und Sauerstoffspannung — daher gaben alte Kulturen mehr als junge. Als zweite Voraussetzung ist aber eine idioplasmatische Eigentümlichkeit der Großart bzw. des Stammes zu nennen, durch die die Richtung und Breite der Variation bestimmt wird, die es z. B. bedingt, daß eine Erscheinung, die für ein Bakterium normal ist, bei einem andern die Mutation darstellt.

Aus diesen Überlegungen folgt weiter, daß die Mutation zwar nicht potentiell, aber aktuell etwas Neues bringt; es scheint aber nach allen bisherigen Beobachtungen, als ob bei den Bakterien die Grenze der Großart durch diese Erscheinungen nicht überschritten wird.

Was endlich die Erbllichkeit anbelangt, so sind die Grenzen zwischen den Modifikationen und den Mutationen nicht scharf zu ziehen; sie stellen die Enden einer kontinuierlichen Reihe dar, deren Mittelglieder durch die mehr minder häufig auftretenden Rückschläge gekennzeichnet sind: bei der Mutation tritt der Rückschlag — für unsere Beobachtungsmittel — unendlich schwer ein, d. h. die echten Mutanten sind praktisch konstant; dann folgen Typen mit seltenen Rückschlägen; solche, die beständig „umschlagen“, was nach Beijerinck die Regel sein sollte; endlich solche, die in sich konstant

bleiben, aber beständig einen oder mehrere abweichende Typen abspalten (hierfür Beispiele bei den unter 2. und 3. genannten Objekten).

Die Eigenart und Gesetzmäßigkeit der Erscheinung berechtigt mithin wohl dazu, von „Bakterienmutation“ als einem besonderen Begriff zu sprechen; ebenso äußert sich Salzmann<sup>1)</sup>. Daneben noch den Begriff der Fluktuation wieder einzuführen, wie Toenniesen es getan, erscheint Verf. unzweckmäßig und unnötig. Unzweckmäßig, weil der Begriff Fluktuation z. Z. schon in einem andern Sinne gebraucht wird; unnötig, weil sich unter der obengenannten Voraussetzung die Beobachtungstatsachen unter den Begriff Mutation einreihen lassen. Ebenso scheint es Ref. zweckmäßig, für die Bakterien wohl den von Jollos eingeführten Begriff der Dauermodifikation fallen zu lassen und ihn für solche Organismen zu reservieren, wo neben der asexuellen eine sexuelle Fortpflanzung über die wahre „Erblichkeit“ im Sinne der Übertragung durch die Keimzelle entscheiden läßt. E. Schiemann.

**Toenniesen, E. 1914 und 1915. Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien. I und II (mit besonderer Berücksichtigung der Virulenz).**  
Centralbl. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Orig. 73, S. 241—277; 75, S. 74—104.

Untersuchungen über die Variabilität des Friedländerschen Pneumoniebazillus führten Verf. zur Aufstellung folgender Variationstypen:

1. Modifikation: als Folge fortgesetzten Überimpfens in Abständen von etwa 7 Tagen von der Mitte von Schrägagarkulturen verlieren die Bakterien mehr oder weniger die Fähigkeit zur Kapselbildung, wobei gleichzeitig die Virulenz herabgesetzt wird. Einmalige Tierpassage stellt den kapselbildenden Normaltypus wieder her.

2. Mutation: die vierte Serie Plattenguß nach vierwöchentlicher Kultur im Brutschrank zeigt kapsellose (weißliche) Kolonien, mit stark herabgesetzter Virulenz. Die Form ist in hohem Grade, aber nicht ganz erblich; auf sehr alten Kulturen und nach Tierpassagen tritt Rückschlag ein, mit der Kapselbildung wird auch die Virulenz wiedergewonnen. In der vierten Serie, vor Abspaltung der Mutante, zu beobachtende Zwischenformen erweisen sich nicht als konstante Typen, sondern entwickeln sich beim Überimpfen weiter zum Endstadium, der Mutante.

3. Fluktuation: 24stündiger Aufenthalt im Brutschrank, darauf 20—30 Tage Kultur bei 15°, Plattenguß, nochmaliger Aufenthalt im Brutschrank gibt nach 3—5 Tagen drei Varianten: Fluktuante I, II und III, die eine kontinuierliche Reihe „gleichsinniger aber verschieden starker Abänderungen“ (fortschreitender Verlust der Kapsel) bilden. Diese Fluktuanten sind konstant, es tritt kein Rückschlag ein. Experimentell wurde gezeigt, daß III aus II und II aus I hervorgeht durch Wirkung der von den vorhergehenden Stufen stammenden Stoffwechselprodukte. Die Virulenz verliert sich nicht genau entsprechend der Kapsel, muß also z. T. an den Bakterienleib gebunden sein.

Es fragt sich, ob die vom Verf. mit allem Nachdruck betonte Unterscheidung zwischen Mutation und Fluktuation im obigen Sinne sich wirklich rechtfertigen läßt. In den der Mutation vorausgehenden Stadien sieht Verf. eine Prämutationsphase, in der das Bakterium schon seiner Anlage nach, nur noch nicht äußerlich verändert ist. Die Veränderung soll nicht auf einem Verlust der Anlage, sondern auf einem Latentwerden derselben, auf einem Valenzwechsel beruhen, der durch besondere Reizkonstellationen wieder rückgängig gemacht

<sup>1)</sup> Ctbl. Bakt. I, 75 1915, S. 105.

werden kann, solange diese aber ausbleiben, erblich ist. Diese Auffassung würde der Beijerincks vom Wechselspiel zwischen Normalform und Mutante entsprechen. Da dieser Wechsel einen ganzen Anlagenkomplex, „ein biologisches Radikal“ umfaßt, so kommt das äußerlich Sprunghafte der Mutation zustande.

Im Gegensatz dazu beschreibt Verf. als wesentlich für die Fluktuation, „daß sie nicht nur zu einer Variante führt, sondern zu mehreren, die nach dem verschiedenen Grad ihrer Abweichung vom Typus eine kontinuierliche Reihe bilden. Verf. folgert aus den Erscheinungen, daß die Kapselbildung auf mehreren (hier 3) Anlagen beruht, die einzeln verschwinden, wobei es sich um einen wirklichen Verlust handelt. Ein solcher führt daher zu erblich konstanten Zwischenstufen. Nun ist aber der Begriff der „Stufe“ stets ein relativer, ein willkürlicher, und es ist, wie ja oft genug ausgesprochen, die Größe des Sprunges für die Entscheidung: ob Mutation oder nicht keineswegs maßgebend.

Was die Erbllichkeit anbelangt, so haben andere Beobachter bei anderen Objekten Varianten gefunden, die nach Toennissen zu den Mutanten zu zählen wären, ohne daß sich je Rückschläge zeigten (so Eisenbergs asporogene Milzbrandbazillen, Salzmanns *Bact. mobile mutants*<sup>1)</sup>), während umgekehrt Veränderungen in scheinbar kontinuierlicher Folge, d. h. mit geringen Abstufungen unter Umständen zum Typus zurückschlügen. (Hierher Eisenbergs Varianten des *Bacillus violaceum*: neben ganz konstanten stehen mehrere zurückschlagende Typen.)

Es scheint uns daher mit Eisenberg nicht angebracht, unter dem Terminus Fluktuation das zu stellen, was man i. A. unter den Begriff Mutation zu fassen sich gewöhnt hat, und den Terminus Mutation auf eine kleine Gruppe dieser prinzipiell nicht zu trennenden Erscheinungen zu beschränken. Auch schränkt Verf. selbst die Bezeichnung „absolut erbliche Veränderung“ ein durch den Zusatz „so weit dies experimentell zu kontrollieren ist“. Damit aber sind wir bei Eisenbergs Auffassung angelangt — die echte Mutation ist der Grenzfall, wo der Rückschlag für unsere Beobachtungsmittel unendlich schwer erfolgt.

E. Schiemann.

#### Meyer, Arthur. Notiz über die Bedeutung der Plasmaverbindungen für die Pflropfbastarde. (Ber. d. deutsch. botan. Ges. XXXII, 1914, 10 S.).

Verf. nimmt an, daß zwischen dem Verhalten gewöhnlicher Pflropfsymbionten und dem von Pflropfbastarden ein durchgreifender Unterschied besteht. Während nämlich bei Pflropfbastarden, wie Buder nachgewiesen hat, eine protoplasmatische Verbindung der artfremden Zellen besteht, sollen Plasmodesmen zwischen Reis und Unterlage fehlen. Es soll hier derselbe diskontinuierliche Gewebsverband herrschen wie bei der Lebensgemeinschaft Parasit und Wirt, die sich ja in mancher Hinsicht mit der Pflropfsymbiose vergleichen läßt. Die gegenteiligen Angaben Strashburgers werden zurückgewiesen. Die Schwierigkeit, hier zu sicheren Schlüssen zu gelangen, liegt darin, daß es kaum gelingt, die Grenzschicht zwischen Reis und Unterlage genau festzulegen; deshalb sind aber nach Ansicht des Ref. negative Befunde mit äußerster Skepsis entgegen zu nehmen. Wenn Verf. sich auf den Standpunkt stellt, daß eine Verschmelzung der artfremden Protoplasten nicht vorliegt, so war für ihn die Erwägung mitbestimmend, daß zwischen Pflropf-

<sup>1)</sup> Vgl. Anm. 1 S. 171.

symbionten und Pfropfbastarden auch in anderer Hinsicht ein Unterschied bestehe. Dort beschränken sich die Beziehungen auf den Austausch „ergastischen“ Materials, hier dagegen sollen Beeinflussungen morphologischer Natur vorkommen, die das Vorhandensein von Plasmodesmen auch theoretisch erforderlich erscheinen lassen. Es ist aber die Frage, ob sich die hier vollzogene Trennung wird allgemein durchführen lassen. Denn auf der einen Seite vermag z. B. bei Piceapfropfungen, worauf Strasburger hinweist, ein Seitenzweig der Unterlage den abgeschnittenen Gipfel des Reises zu ersetzen, ein Fall von Morphästhesie, den man ja allenfalls noch durch rein „ergastische“ Beeinflussung erklären könnte, auf der anderen Seite aber bestehen berechtigte Zweifel, ob wirklich die Strukturänderungen, die Verf. für Pfropfbastarde anführt, eine Reizleitung von der Epidermiskomponente zur Kernkomponente voraussetzen. Man könnte sich ja ganz gut vorstellen, daß die Epidermis selbst als ganzes gleichsam als äußerer Reiz wirkt ohne Mithilfe von Plasmodesmen. Ob die Hypothese des Verfassers, daß durch die Plasmodesmen der Pfropfbastarde zwischen den artfremden Zellen nicht nur ein Austausch ergastischen Materials, sondern auch ein solcher von „Protoplasmavitülen“ vor sich geht, einen Anwendungsbereich finden wird, müssen spätere Untersuchungen zeigen. Bedeutungsvoll wäre es in dieser Hinsicht, wie Verf. mit Recht hervorhebt, wenn bei zurückschlagenden Ästen oder bei Nachkommen von Pfropfbastarden Eigenschaften festgestellt werden könnten, die eine spezifische Beeinflussung der einen Komponente durch die andere erkennen lassen. Es gibt zu denken, daß bei dem doch recht alten *Cytisus Adami* so etwas bisher noch nie beobachtet ist.

Soviel über die mehr theoretischen Erörterungen. Im Zusammenhang damit berichtet der Verf. über Untersuchungen, die Stapp unter seiner Leitung an *Solanum tuberosum* ausführte. Es ist erfreulicherweise gelungen, auch für diesen Pfropfbastard Plasmodesmen einwandfrei nachzuweisen.

P. Stark, Leipzig (Botan. Institut).

**Foot, Katharine and Strobell, E. C.** The Chromosomes of *Euschistus variolarius*, *Euschistus servus* and the Hybrids of the  $F_1$  and  $F_2$  Generations. Archiv für Zellforschung. Bd. XII, S. 485—512, Taf. XXXVI, 1914.

**Dieselben.** Results of Crossing *Euschistus variolarius* and *Euschistus servus* with Reference to the Inheritance of an exclusively Male Character. Linnean Society's Journal (Zoology), vol. XXXII, p. 337—373, Pl. 28—34, 1914.

Die Verfasserinnen haben schon in einer vorläufigen Mitteilung über die experimentellen Resultate ihrer Untersuchungen berichtet und auf Grund derselben weitgehende Schlüsse gezogen, die für die modernen Theorien von den Geschlechtschromosomen und der Lokalisation der Anlagen der sekundären Geschlechtsmerkmale in diesen nicht günstig sind. Diese Abhandlung hat Goldschmidt in dieser Zeitschrift Bd. X, S. 289 referiert und die theoretischen Auseinandersetzungen der Verf. kritisiert. Indem ich auf dies Referat hinweise, werde ich hier in erster Linie die rein zytologischen Untersuchungen behandeln.

In der ersten Abhandlung haben die Verf. die von ihnen gewonnenen experimentellen Resultate in bezug auf die Vererbung des Genitalflecks beim ♂ von *Euschistus variolarius* durch zytologische Untersuchungen vervollständigen wollen. Zu diesem Zwecke haben sie die Spermatogenese der



beiden Arten *E. variolarius* und *E. servus* sowie ihrer  $F_1$ - und  $F_2$ -Bastarde untersucht. Bei den Arten haben sie keinen Unterschied in bezug auf die Chromosomengarnitur finden können: die Größendifferenz zwischen dem X- und Y-Chromosom ist dieselbe bei *servus* wie bei *variolarius*. Wilson hat dagegen einen deutlichen Unterschied in den relativen Größenverhältnissen der XY-Chromosomen der beiden Arten festgestellt. Ein solcher Unterschied war in dem von den Verf. benutzten Material nicht zu entdecken. Sowohl bei Eltern als Bastarden war das Verhältnis zwischen den X- und Y-Chromosomen immer dasselbe, mit der geringen Variabilität, die nach den Verf. immer bei allen Chromosomen vorhanden sein soll. Die Bastardierung hatte keine Veränderungen in den Chromosomengarnituren der  $F_1$ - und  $F_2$ -Individuen hervorgerufen: die artfremden Chromosomen konjugierten ganz ebenso wie die artgleichen.

Die Verf. halten dauernd die Ansicht aufrecht, daß ihre Resultate sich nicht mit den modernen Chromosomenhypothesen der Vererbung in Einklang bringen lassen. Lokalisiert man die Anlagen des Fleckes in dem X- oder dem Y-Chromosom, oder verlegt man sie in ein gewöhnliches Autosom, immer sind die Schwierigkeiten gleich groß. Die Verf. sind auch der Ansicht, daß alle rein theoretischen Versuche die Vererbungsweise auf mendelistischer Basis zu erklären scheitern, und polemisieren gegen einen solchen von Morgan (*Heredity and sex*) gemachten Versuch. Man muß den Verf. darin Recht geben, daß die Lokalisation der Anlagen in bestimmten Chromosomen in dem vorliegenden Fall unüberwindliche Schwierigkeiten bietet, wenn man nicht die Zuflucht zu allerhand Hilfhypothesen nimmt; gerade auf die Lokalisationsfrage legen aber die Verf. in ihrer Untersuchung das Hauptgewicht.

Die zweite Abhandlung enthält sehr weitläufige Zuchtanweisungen, die Versuchsprotokolle und photographische Abbildungen der erzielten Tiere. Der theoretische Teil enthält in der Hauptsache dieselben Schlußfolgerungen wie die eben besprochene Abhandlung. Jetzt wollen aber die Verf. die große Variabilität des Fleckes bei den  $F_1$ - und  $F_2$ -Individuen der Inkonstanz der Erbfaktoren zuschreiben und schließen sich, wenn auch mit gewisser Vorsicht, der Castleschen Auffassung an.

Harry Federley.

**Harrison, J. W. H. and Doncaster, L.** On Hybrids between Moths of the Geometrid Sub-Family Bistoninae, with an Account of the Behaviour of the Chromosomes in Gametogenesis in *Lycia* (Biston) *hirtaria*, *Ithysia* (Nyssia) *zonaria* and in their Hybrids. *Journal of Genetics* III, p. 229—248, Pl. XVII—XVIII, 1914.

Im ersten Abschnitt gibt Harrison eine Zusammenfassung seiner in Oberthürs *Lepidoptérologie comparée* Fasc. VII veröffentlichten Abhandlung über von ihm ausgeführte Bastardierungen innerhalb der alten Lepidoptergattung *Biston*, die jetzt in verschiedene Genera aufgelöst worden ist. Harrison hat 9 primäre, 3 sekundäre und einen tertiären Bastard gezüchtet. Unter diesen interessieren uns in erster Linie die reziproken Bastarde zwischen *hirtaria* und *zonaria*. Diese Art besitzt ein flügelloses ♀ und ein mit normalen Flügeln ausgerüstetes ♂, während beide Geschlechter jener Spezies gut entwickelte Flügel besitzen. Der Bastard *hirtaria* ♀ × *zonaria* ♂ tritt in beiden Geschlechtern auf, und das ♀ hat Flügel, die als intermediär zwischen den Eltern bezeichnet werden können. Die reziproke Kreuzung *zonaria* ♀ × *hir-*

*taria* ♂ ergibt dagegen lauter ♂, was umso auffallender ist, weil in der erst-erwähnten Kreuzung in der Regel auf 2 ♀♀ nur 1 ♂ kommt.

In der Hoffnung, eine Erklärung dieser eigentümlichen Resultate zu gewinnen, untersuchte Doncaster die Gametogenese sowohl der Arten als der Bastarde. Die Untersuchung ergab zwar nicht die erstrebte Lösung des Rätsels, ist aber in anderer Hinsicht von allergrößtem Interesse: sie bildet den zweiten Abschnitt der Abhandlung.

In den Oogonien von *hirtaria* konnte Verf. mit vollständiger Sicherheit 28 Chromosomen feststellen, von denen 22 größer und 6 kleiner sind. Nach dem Synapsisstadium sind 13 stäbchenförmige Chromosomen und ein Chromatinnucleolus vorhanden. Diesen betrachtet D. als das Heterochromosom. Reifeteilungen wurden nicht untersucht.

In den Spermatogonien sind die Chromosomenverhältnisse dieselben wie in den Oogonien. Die Spermatozyten weisen in der Regel nur 13, selten 14 Chromosomen auf, was auf Koppelung von zwei Chromosomen zurückzuführen ist. Heterochromosomen konnte D. nicht finden.

*Zonaria* besitzt viermal so viel Chromosomen wie *hirtaria*. Eine exakte Feststellung der diploiden Zahl war zwar nicht möglich, sie kann aber mit allergrößter Wahrscheinlichkeit auf 112 geschätzt werden. Dagegen sind die Reifungsteilungen bei der Spermatogenese äußerst klar, und die Chromosomenzahl in beiden zweifellos 56. Die größten Chromosomen bei *zonaria* sind kaum so groß wie die kleinsten bei *hirtaria*.

Der nur im männlichen Geschlecht auftretende Bastard *zonaria* ♀ × *hirtaria* ♂ zeigt in den Spermatogonien eine Mischung von wenigen großen und zahlreichen kleinen Chromosomen. Eine Zählung ergab 55—57 kleine und 14 große, also eine komplette haploide Garnitur der beiden Eltern. Eine typische Synapsis ist vorhanden, wogegen das pachytene oder Bukettstadium nicht vorkommt; dies hängt vermutlich mit dem Fehlen der Konjugation zusammen, denn die Mehrzahl der *hirtaria*- und *zonaria*-Chromosomen konjugieren nicht miteinander. Nach Doncaster gehen nämlich nur ca. 5 von den größeren *zonaria*-Chromosomen die Konjugation mit 5 von den kleineren *hirtaria*-Chromosomen ein, und dies würde die häufige Anzahl von 65 Chromosomen erklären. In den Spermatozyten II. Ordnung kommen in der Regel weniger Chromosomen vor, was Doncaster so erklärt, daß nicht alle Chromosomen sich in der ersten Reifungsteilung teilen.

In dem Bastard *hirtaria* ♀ × *zonaria* ♂ walten in der Gametogenese ganz ähnliche Verhältnisse. Doncaster konnte in den Spermatozyten 52—60 Chromosomen zählen. Es ist also anzunehmen, daß hier mehr Chromosomen konjugieren, als bei dem reziproken Bastard, worauf auch das Vorhandensein von 18 großen Chromosomen deutet.

Durch Doncasters Untersuchungen ist das vom Ref. bei den *Pygaera*-Bastarden entdeckte Verhalten der artfremden Chromosomen zueinander (vgl. diese Zeitschrift, Bd. IX) auch bei *Biston*-Hybriden nachgewiesen, dennoch mit dem Unterschied, daß bei diesen eine Synapsis vorkommt, die bei den primären *Pygaera*-Mischlingen vom Ref. nicht beobachtet wurde. Bei zahlreichen *Smerinthus*-Bastarden und Mischlingen der Gattungen *Chaerocampa* und *Dicranura* hat Ref. indessen später auch eine Synapsis feststellen können, weshalb die Vermutung nahe liegt, daß der negative Befund bei den *Pygaera*en an dem Material lag.

Von der Tatsache ausgehend, daß *zonaria*, obgleich sie viermal so viel Chromosomen wie *hirtaria* hat, dennoch ungefähr dieselbe Chromatinmenge



besitzen dürfte, diskutiert Doncaster die Frage nach der Individualität der Chromosomen und vermutet, daß die *hirtaria*-Chromosomen Sammelchromosomen sind. Er meint aber nicht, daß jedes *hirtaria*-Chromosom vier solchen von *zonaria* entsprechen müßte, sondern setzt voraus, daß, wenn *zonaria* beispielsweise 56 Erbfaktoren hat, *hirtaria* dieselbe Anzahl besitzt, nur mit dem Unterschied, daß sie anderswie gruppiert sind. D. gibt aber zu, daß die *zonaria*-Chromosomen auch zusammengesetzt sein können.

Den Ausfall der Konjugation zwischen den artfremden Chromosomen schreibt Doncaster der verschiedenartigen Gruppierung der Erbfaktoren in den Chromosomen der beiden Arten zu. Denn nur solche Chromosomen, die dieselben oder ganz ähnliche Erbfaktoren enthalten, zeigen Affinität zueinander.

Zum Schluß kommt D. noch auf die Frage nach der Geschlechtsbestimmung in den reziproken Bastarden. Er sieht es als sehr wahrscheinlich an, daß bei den Lepidopteren, im Gegensatz zu den übrigen Insekten, die Männchen zwei gleichgroße Heterochromosomen besitzen, während den Weibchen nur ein solches zukommt. Diess Annahme baut sowohl auf zahlreiche experimentelle Erfahrungen als auf zytologische Untersuchungen an einigen Lepidopteren auf. D. nimmt nun an, daß bei *hirtaria* ein großes Chromosom als Geschlechtsbestimmer fungiert und daß die Bastarde in der Kreuzung *zonaria* ♂ × *hirtaria* ♀ also alle vom Vater ein solches großes Geschlechtschromosom erhalten. Weiter setzt D. voraus, daß die Wirkung des Geschlechtschromosoms der Größe desselben proportional ist, und das *hirtaria*-Chromosom demzufolge die Kraft hätte, alle  $F_1$ -Individuen zu Männchen zu determinieren, davon unabhängig, ob diese von der *zonaria*-Mutter ein Heterochromosom erhalten haben oder nicht. In der reziproken Kreuzung erhält nur die Hälfte der Bastarde ein *hirtaria*-Heterochromosom, und die Folge hiervon ist, daß beide Geschlechter auftreten. Der Überschuß von ♀♀ wird allerdings hierdurch nicht erklärt.

Harry Federley.

# Wandtafeln zur Vererbungslehre

herausgegeben von

Prof. Dr. E. Baur (Berlin) und Prof. Dr. R. Goldschmidt (Berlin).

---

Diese Tafeln sind in Farbendruck ausgeführt und haben ein Format von 120 : 150 cm. Den Tafeln wird eine Erklärung in deutsch und englisch beigegeben.

Die „Wandtafeln zur Vererbungslehre“ gelangen in zwei Serien von je sechs Tafeln zur Ausgabe: eine zoologische und eine botanische Serie umfassend.

Der Preis der zoologischen Serie beträgt . . 75 Mark

Der Preis der botanischen Serie beträgt . . 60 Mark

Beide Serien zusammen kosten . . . . 125 Mark

Preis der Erklärung . . . . . 1 Mark

Die Tafeln werden auch einzeln abgegeben zum Preise von 20 Mark für die zoologische Wandtafel und 15 Mark für die botanische Tafel.

Zur Bequemlichkeit der Abnehmer werden die Tafeln auch aufgezogen auf Leinwand mit Stäben geliefert. Der Preis erhöht sich in diesem Falle um 5 Mark pro Tafel. Es kostet somit

die zoologische Serie aufgezogen . . . . 105 Mark

die botanische Serie aufgezogen . . . . 90 Mark

Inhaltsverzeichnis von Bd. XV Heft 1/2

Abhandlungen

- |  |                |
|--|----------------|
| Koehler, O., Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden. (Mit 7 Figuren und 16 Tabellen im Text) . . . | Seite<br>1—163 |
|--|----------------|

Kleinere Mitteilungen

- |  |         |
|--|---------|
| Sirks, M. J., Waren die Salix-Hybriden Wichuras wirklich konstant? | 164—166 |
|--|---------|

Referate

- |   |     |
|---|-----|
| Collins, G. N., A more accurate method of comparing first-generation maize hybrids with their parents (von Graevenitz) . . . . .  | 167 |
| Eisenberg, P., 1914, Untersuchungen über die Variabilität der Bakterien (Schiemann) . . . . .   | 169 |
| Foot, Katharine and Strobell, E. C., The Chromosomes of <i>Euschistus variolarius</i> , <i>Euschistus servus</i> and the Hybrids of the $F_1$ and $F_2$ Generations (Federley) . . . . .  | 173 |
| — Results of Crossing <i>Euschistus variolarius</i> and <i>Euschistus servus</i> with Reference to the Inheritance of an exclusively Male Character (Federley) . . . . .  | 173 |
| Harrison, J. W. H. and Doncaster, L., On Hybrids between Moths of the Geometrid Sub-Family Bistoninae, with an Account of the Behaviour of the Chromosomes in Gametogenesis in <i>Lycia</i> (Biston) <i>hirtaria</i> , <i>Ithysia</i> (Nyssia) <i>zonaria</i> and in their Hybrids (Federley) . . . . . | 174 |
| Meyer, A., Notiz über die Bedeutung der Plasmaverbindungen für die Pfropfbastarde (Stark) . . . . .   | 172 |
| Richardson, C. W., A preliminary Note on the Genetics of <i>Fragaria</i> (Roemer) . . . . .   | 168 |
| Salmon, E. S., On the appearance of sterile „Dwarfs“ in <i>Humulus Lupulus</i> L. (Roemer) . . . . .  | 169 |
| Toennissen, E., 1914 und 1915, Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien. I und II (mit besonderer Berücksichtigung der Virulenz) (Schiemann) . . . . .   | 171 |

**ZEITSCHRIFT**  
**FÜR**  
**INDUKTIVE ABSTAMMUNGS-**  
**UND**  
**VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN VON

**E. BAUR** (BERLIN), **C. CORRENS** (DAHLEM-BERLIN), **V. HAECKER** (HALLE),  
**G. STEINMANN** (BONN), **R. v. WETTSTEIN** (WIEN)

REDIGIERT VON

**E. BAUR** (BERLIN)

**LEIPZIG**  
**VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER**

1916

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint in zwanglosen Heften, von denen vier bis fünf einen Band von etwa 24 Druckbogen bilden. Der Preis des Bandes beträgt 20 Mark.

Manuskripte, zur Besprechung bestimmte Bücher und Separata sowie alle auf die Redaktion bezüglichen Anfragen und Mitteilungen sind an

**Prof. Dr. E. Baur, Potsdam, Jägerallee 16.**

zu senden; alle geschäftlichen Mitteilungen an die

**Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35,**

**Schöneberger Ufer 12a.**

Die Mitarbeiter erhalten für Originalabhandlungen und Kleinere Mitteilungen ein Bogenhonorar von 32 Mk., für Referate 48 Mk., für Literaturlisten 64 Mk. Bei Originalabhandlungen von mehr als drei Druckbogen Umfang wird nur für die ersten drei Bogen Honorar gezahlt. Dissertationen werden nicht honoriert.

Der durch Textfiguren und größere Tabellen eingenommene Raum wird nur bis zu einem Umfang von je einer Seite pro Bogen honoriert.

Außergewöhnlich hohe Korrekturkosten, die durch unleserliche Manuskripte oder größere nachträgliche Änderungen am Texte verursacht sind, werden vom Honorar in Abzug gebracht.

Die Abhandlungen und Kleineren Mitteilungen können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache verfaßt sein. Referiert wird im wesentlichen in deutscher Sprache.

Von den Abhandlungen werden den Autoren 50 Separata ohne besonderen Titel auf dem Umschlag gratis geliefert, von den „Kleineren Mitteilungen“ gelangen nur auf besondere, rechtzeitige Bestellung 50 Gratis-Separata zur Anfertigung. — Werden weitere Sonderabzüge gewünscht, so ist die Anzahl rechtzeitig, spätestens bei Rücksendung der ersten Korrektur, zu bestellen. Die über 50 Exemplare hinaus gewünschte Anzahl der Separata wird mit 20 Pfg. für jeden Druckbogen berechnet. Ein besonderer Titel auf dem Umschlag kostet 4 Mk. 50 Pfg. Etwa gewünschte Änderungen der Paginierung werden besonders in Ansatz gebracht. Bei mehr als 50 Separata gelangt stets ohne besonderen Auftrag ein Umschlag mit besonderem Titel zur Verwendung.

Einseitig bedruckte Sonderabzüge der „Neuen Literatur“ können von den Abonnenten der Zeitschrift zum Preise von 5 Mk. pro Band im Buchhandel bezogen werden.

## **Einführung in die experimentelle Vererbungslehre**

von Professor Dr. phil. et med. Erwin Baur. **Zweite, vermehrte und neu bearbeitete Auflage.** Mit 131 Textfiguren und 10 farbigen Tafeln. Geh. 14 Mk. 50 Pfg., geb. 15 Mk. 50 Pfg.

# Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden,

insbesondere über den Einfluß des Reifegrades der Gameten auf die Vererbungsrichtung.

Experimentelle Untersuchungen an vierarmigen  $F_1$ -pluteis der Kreuzung  
*Strongylocentrotus lividus* ♂  $\times$  *Sphaerechinus granularis* ♀.

Von O. Koehler.

Mit 7 Figuren und 16 Tabellen im Text.

Aus der Zoologischen Station zu Neapel.

(Eingegangen am 14. Mai 1914.)

(Schluß.)

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung (1—13).

A. Material und Methoden (13—44).

B. Genauigkeit (44—60).

C. Die Versuche (60—163).

D. Versuch einer Erklärung der Versuchsergebnisse (180—229).

I. Gleichelterige Variabilität (181—211).

1. Bewirkungen außerhalb des Seeigels (Milieufaktoren des Seewassers)

a) auf die Larven während ihrer Entwicklung (181—182),

b) auf die Gameten nach der Ablage (182/183); beide sind unwirksam.

2. Bewirkungen innerhalb des Seeigels (183—211)

a) durch Ursachen außerhalb der Gonade,

b) durch Ursachen innerhalb der Gonade (Ernährung der Gameten, Gesundheitszustand der Larven),

c) durch Ursachen in den Geschlechtszellen selbst (184—211),

α) in den Reifungsteilungen (Kombinationen Baur's, Polymeriehypothese) (184—186),

β) nach den Reifungsteilungen (186—208).

Nachweis, daß die Geschwistervarianten nicht ausschließlich Kombinationen sind (186—189).



- § I) Tatsache der Abhängigkeit der vererbenden Kraft der Gameten von ihrem Alter (189—192), nachgewiesen
  - § I $\alpha$ ) an den Versuchen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten (188—191),
  - § I $\beta$ ) an den Bohrversuchen (191—192).
- § II) Form der Abhängigkeit der vererbenden Kraft der Gameten von ihrem Alter (192—207), abgeleitet
  - § II $\alpha$ ) aus den Versuchen mit spontanen, mittleren und zurückgehaltenen Gameten (194—198),
  - § II $\beta$ ) aus den Bohrversuchen (198—207).
  - Folgerungen (207—208).
  - γ) vor den Reifungsteilungen (208—210).
- Zusammenfassende Erklärung der gleichelterigen Variabilität (210—211).
- II. Ungleicherterige Variabilität (Individualpotenz) (211—218).
  1. Bewirkungen außerhalb des Seeigels (211).
  2. Bewirkungen innerhalb des Seeigels (211—216)
    - a) durch Ursachen außerhalb der Gonade (211),
    - b) durch Ursachen innerhalb der Gonade (Ernährung, Gesundheitszustand der Gameten) (211—213),
    - c) durch Ursachen in den Geschlechtszellen (213—216).
      - α) Anisogenie der Eltertiere (213—215).
      - β) Differenzen der Altersmittelwerte der Gameten (215).
      - γ) Bewirkungen von äußeren Milieufaktoren auf die Gameten im Eltertier. Wenn eine sensible Periode (Tower) nicht besteht, so spielt dieser Punkt bei der Erklärung ungleicherteriger Variabilität wahrscheinlich keine Rolle (215—216).
- Zusammenfassende Erklärung der ungleicherterigen Variabilität (217).
- Zusammenfassende Erklärung der Variabilität in der F<sub>1</sub>-Generation (217/218).
- III. Die indifferenten Ausdrücke „Vererbungskraft“, „Durchschlagskraft“ usw. bezeichnen in Wirklichkeit die Valenz der Erbfaktoren (218—219).
- IV. Frage nach den Ursachen der Valenzschwankung im Erbfaktorenkomplex des Gameten bei zunehmendem Gametenalter (220—228).
  - a) Vorfrage: Ursachen des Eintritts der Reifungsteilungen (220).
  - b) Nach der Reifung ändert sich der chemisch-physikalische Zustand des Gameten mit dessen zunehmendem Alter (220—224)
 

Beweis: Neben morphologischen Kriterien (Abschnitt E) bestehen entwicklungsphysiologische Kriterien: Die Entwicklungsfähigkeit der Eier ist mit ihrem Alter variabel (221—224).

    - a) Oocytenversuche (221—222).
    - b) Sterblichkeit späterer Larvenstadien (222—223).
    - c) Versuche mit „überreifen“ Eiern (Triest 1912) (223—224).
  - c) Obwohl die Entwicklungsfähigkeit und die Valenz des Erbfaktorenkomplexes beides Funktionen des Gametenalters sind, so sind sie doch nicht dasselbe (225—227).
  - d) Begriff des Reifegrades (227—228).
- V. Endgültige Formulierung des Hauptergebnisses der Untersuchung (228—229).

### E. Anhang (229—260).

#### I. Die Variabilität weiterer morphologischer und entwicklungsphysiologischer Eigenschaften der Gameten, und ihre Abhängigkeit vom Gametenalter (231—248):

##### A. Bei den Spermatozoen (231).

##### B. Bei den Eiern (231—248).

##### Aufzählung der einzelnen Merkmale und Eigenschaften (231—233).

##### 1. Morphologische Merkmale der Eier (233—245).

##### a) Prozentzahlen der Oocyten (233—236).

##### α) Bohrversuche (233—235), Tab. 14 a, S. 234.

##### β) Spontane und zurückgehaltene Gameten (235—236), Tab. 14 b, S. 236.

##### b) Quellbarkeit der Gallerthüllen (236—240).

##### α) Vergleich von Oocyten und gereiften Eiern (237/238), Tab. 15 a, S. 238.

##### β) Bohrversuche (238—239), Tab. 15 b, S. 239.

##### γ) Spontane und zurückgehaltene Gameten (239/240), Tab. 15 c, S. 240.

##### c) Kerngrößen der unbefruchteten Eier (241—245)

##### α) bei verschieden alten Geschwistereiern (242),

##### β) bei Eiern verschiedener ♀ ♀ (242/243), Tab. 16, S. 243.

##### d) Pigmentverteilung im Ei (245).

##### e) Beschaffenheit des Eiplasmas (245).

##### 2. Entwicklungsphysiologische Eigenschaften der Eier (245—247).

##### a) Entwicklungsfähigkeit bei verschiedener Temperatur (245/246).

##### b) Die Neigung zur Parthenogenese (246).

##### c) Der Prozentsatz bastardbefruchteter Eier (246/247).

##### d) Die Neigung zur Polyspermie (247).

Zusammenfassung der Ergebnisse über die Variabilität der Eimerkmale bezw. -eigenschaften und ihre Abhängigkeit vom Alter (Reifegrade) der Eier (247—248).

#### II. Über die zeitlichen Verhältnisse bei der Geschlechtszellenbildung (248—261).

##### A. Variabilität der Gonadenmerkmale (250—254).

##### 1. Größe und Farbe der Gonade (250/251).

##### 2. Aussehen und zyklische Vorgänge an den sog. Nährzellen (251—253).

##### 3. Das quantitative Verhältnis von sog. Nährzellen und Geschlechtszellen in der Gonade (253/254).

##### B. Häufigkeit der verschiedenen geschilderten Gonadenzustände zu verschiedenen Jahreszeiten; Versuch einer Erklärung dieser Verhältnisse (254—261).

##### 1. *Strongylocentrotus* (255—259).

##### 2. *Sphaerechinus* (259).

Zusammenfassung der Ergebnisse über die zeitlichen Verhältnisse bei der Geschlechtszellenbildung der Seeigel (259—260).

### F. Allgemeiner Teil (261—280).

#### 1. Johannsens vier Einwände gegen die Annahme einer variablen Potenz: Phaenotypische Fluktuationen, Unreinheit des Materiales, Annahme einer zu geringen Anzahl von Erbfaktorenpaaren, Möglichkeit von Induktionsercheinungen (261—263).

#### 2. In welche Kategorie der Variabilitätsursachen E. Baur's (vgl. Einleitung, S. 9/10) sind die Valenzschwankungen einzureihen? (263—267)

##### a) Sie sind vermutlich den Modifikationen zuzurechnen (263—266).

##### b) Sie können wahrscheinlich nicht den Mutationen zugeordnet werden (267).

3. Die zytologischen Befunde anderer Autoren an meinem Objekte widersprechen meiner Deutung der Vererbungstatsachen nicht (267—268).
4. Vergleich meiner Auffassung mit den Erfahrungen anderer Autoren (268—277).
  - a) Die *Echinus*-Bastarde von Shearer, de Morgan und Fuchs (268—274).
  - b) Die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen nach R. Hertwig (274—276).
  - c) Die Geschlechtsbestimmung bei Daphniden nach Woltereck (276—277).
5. Über die Möglichkeit von Verallgemeinerungen (277—280).

#### G. Zusammenfassung (280—284).

#### Nachtrag bei der Korrektur (284—291).

#### Verzeichnis der tabellarischen Übersichten über die Versuchsergebnisse.

Selektive Sterblichkeit. S. 52/53.

Tabelle 1. Sauerstoffreichtum. S. 66/67.

„ 2. Salzkonzentration. S. 68/69.

„ 3. Alkalinität vor und bei der Befruchtung. S. 72/73.

„ 4—4d'. Alkalinität nach der Befruchtung. S. 74/75, 78/79, 80/81, 82.

„ 5. Temperatur bei *Strongylocentrotus*. S. 86.

„ 6. Temperatur bei *Sphaerechinus*. S. 88/89.

„ 7. Temperatur bei den Bastarden. S. 96—103.

„ 8—8b. Spontane und zurückgehaltene Gameten. S. 114—117, 119, 120.

„ 9. Mittlere, spontane und zurückgehaltene Gameten. S. 124—125.

„ 10. Bohrversuche. S. 134—137.

„ 11. Individualpotenz bei vermutlich gleicher Vorgeschichte. S. 144/145.

„ 12. Saisondimorphismus. Einzelzuchten. S. 148—157.

„ 13. Saisondimorphismus. Monatsmittelwerte. S. 160/161.

„ 14a—14b. Prozentzahlen der Oocyten. S. 234, 236.

„ 15a—15c. Quellbarkeit der Gallerthüllen. S. 238, 239, 240.

„ 16. Kerngrößen unbefruchteter Eier. S. 243.

#### D. Versuch einer Erklärung der Versuchsergebnisse.

Schon in der Einleitung war das Problem der Arbeit aufgerollt worden: Welches sind die Ursachen der gleichelterigen, welches die Ursachen der ungleichelterigen Variabilität?

Es ist demnach im folgenden meine Aufgabe, alle möglichen Faktoren in systematischer Folge aufzuzählen, welche, einzeln oder gemeinsam, die hier betrachtete Variabilität hervorrufen könnten, und an der Hand der Versuchsergebnisse zu entscheiden, welche dieser Faktoren tatsächlich die Variabilität hervorrufen.

Die Einteilung der in Frage kommenden Faktoren stößt nun auf Schwierigkeiten, wie ebenfalls schon in der Einleitung gezeigt wurde. Besonders ist die gebräuchliche Unterscheidung „innerer“ und „äußerer“

Faktoren vieldeutig. Baur's Unterscheidung von Kombinationen und Modifikationen ist zwar einwandfrei durchführbar, so daß man die Frage in folgender Weise stellen könnte: Sind die einzelnen Varianten Kombinationen oder Modifikationen im Sinne Baur's? Doch werden besonders unter dem Begriffe der Modifikation (vgl. S. 10) so viele verschiedene Erscheinungen zusammengefaßt, daß es zweckmäßig erscheint, auch diese Zweiteilung nicht der Auseinandersetzung zugrunde zu legen. Ich will vielmehr die ganze Vorgeschichte der Larven chronologisch durchgehen und jedesmal fragen, wann die Ursachen der Variabilität eingewirkt haben müssen, um dann die weitere Frage zu beantworten, welche Ursachen zu diesen Zeitpunkten wirksam gewesen sind.

Ich beginne mit der Frage nach den Ursachen der gleichelterigen Variabilität. Warum sind die Nachkommen desselben Elternpaares multiform anstatt uniform, warum haben manche Larven vorwiegend väterliche, andere aber vorwiegend mütterliche Merkmale?

Der nächstliegende Gedanke wäre der, daß die Keime während ihrer Entwicklung unter verschiedenen äußeren Bedingungen gestanden hätten. — Nun ist die Breite der Variabilität von Larven einer Nachkommenschaft schon innerhalb einer einzigen Zuchtschale nicht unbeträchtlich. So verweise ich beispielsweise auf die Zucht I vom 2. V., deren ausführliche Zuchtwerte auf S. 40 mitgeteilt wurden. Hier finden sich vier reine *Sphaerechinus*-Plutei, die 16 bis 32 Brücken in ihren Analarmen hatten, neben 52 Skelethälften, die überhaupt keine Ansätze zur Gitterbildung besaßen; andere hatten eine, zwei oder drei Brücken im Analarm. Die Länge des Analarmes variierte von 7—20, die der zweiten und dritten Analarmstütze gar von 1—20. Es gab, wie immer, Skelethälften mit einer, mit zwei, drei oder vier Analarmwurzeln usw. Jedes einzelne der untersuchten Merkmale variierte innerhalb breiter Grenzen. Ähnliche Variabilitätsbreiten findet man in sämtlichen Zuchten (abgesehen von dem höchst seltenen Auftreten reiner *Sphaerechinus*-Plutei) (vgl. hierzu S. 31—36). — Wenn diese Varianten nun dadurch entstehen, daß sie während ihrer Ontogenese unter verschiedenen Milieueinflüssen standen, so können nur solche Milieueinflüsse in Frage kommen, die möglicherweise innerhalb derselben Zuchtschale verschieden sind. Temperatur, Beleuchtung und Nahrung (= 0) sind nun an jedem Punkte der Zuchtschale vollkommen die gleichen. Bedenkt man aber, daß die am Boden der Schale liegenden jungen Keime niemals ganz regelmäßig verteilt sind, so daß hier

dichtere Ansammlungen bestehen, während dort die Larven locker, in weiten Zwischenräumen lagern, so könnte man glauben, daß die Atmungsvorgänge das sehr ruhig gedachte Wasser etwas verschiedenwertig machen. Die dichtgelagerten Keime müßten in sauerstoffärmerem und kohlensäure-reicherem Wasser leben, als locker angeordnete Keime. In kohlensäure-reicherem Wasser ist nun der Alkalinitätsgrad geringer als in weniger kohlensäurehaltigem Wasser. Somit stünden die Larven einer Zuchtschale, während sie am Boden liegen, hinsichtlich des Sauerstoffreichtums und des Alkalinitätsgrades des Seewassers unter verschiedenen Bedingungen. Steigen die Larven dann auf und schwimmen frei umher, so fangen sich zahlreiche Larven bald im Adhäsionsrande und werden dort dauernd festgehalten, während andere in regelmäßigem Wechsel absinken und wieder aufsteigen. Diese leben also in durchschnittlich vielleicht etwas sauerstoffärmerem, sicher etwas niedriger konzentriertem Seewasser als jene. Demnach können drei Faktoren während der Entwicklung auf die einzelnen Keime in verschiedener Weise einwirken, nämlich der Sauerstoffreichtum, die Salzkonzentration und der Alkalinitätsgrad. Alle diese drei Faktoren aber vermochten es nicht, so weit man sie im einzelnen Falle auch in ihrer Intensität variieren mochte, die eine bestimmte Nachkommenschaft kennzeichnenden Mittelwerte in irgendwie bemerkbarer Weise zu verschieben, wie auf S. 65—82 ausführlich auseinandergesetzt wurde. Ich wüßte nun keine Faktoren außer den genannten, die an verschiedenen Stellen desselben Zuchtgefäßes in verschiedener Intensität vorhanden sein könnten. Demnach ist die gleichelterige Variabilität, wie sie in einer und derselben Zuchtschale zu beobachten ist, unabhängig von allen chemisch-physikalischen Eigenschaften des Seewassers.

Der einzige Milieufaktor, der, und zwar in der Hälfte der untersuchten Fälle, die Mittelwerte einer Nachkommenschaft verschieben konnte, war die Temperatur (S. 83—108); diese aber blieb während jedes einzelnen Versuches und besonders innerhalb der Zucht, deren Variabilität hier in Frage steht, sich vollkommen gleich und dürfte auch im freien Meere während der Zeit, die dort etwa vorkommende Bastardlarven zu ihrer Entwicklung bis zum vierarmigen *Pluteus* brauchen, konstant sein.

Auch in der Zeit, welche die abgelegten Gameten vor der Befruchtung im Seewasser zubringen, sowie auch während der Befruchtung, können die chemisch-physikalischen Eigenschaften des Seewassers eine Verschiebung der Zuchtwerte nicht hervorrufen, vorausgesetzt, daß man von Larven mit stark geschädigter Gesundheit ab-

sieht (vgl. ebenfalls S. 65—108). Es ergibt sich somit der Satz: Die chemisch-physikalischen Eigenschaften des Seewassers, in welchem die Gameten vor und bei der Befruchtung verweilen, und worin die Keime sich entwickeln, sind auch bei größtmöglichen Verschiedenheiten keine Ursachen der gleichelterigen Variabilität.

So zeigt es sich, daß die Gameten in dem Augenblicke, wo sie den Seeigel verlassen, schon derartig verschieden sein müssen, daß die gleichelterige Variabilität zustande kommt, mögen sie nun in diesem oder jenem Milieu verweilen, sich befruchten und entwickeln.

Die Ursachen der gleichelterigen Variabilität liegen demnach schon im Seeigel selbst. Sie außerhalb der Gonaden zu suchen, wäre wohl deshalb verfehlt, weil durch alle Einwirkungen der Gonadenumgebung nur alle Gameten gleichzeitig, nicht aber einzelne, betroffen werden könnten. Sollten sie innerhalb der Gonade, aber außerhalb der Keimzellen zu suchen sein, so wäre wohl nur an verschieden starke Ernährung der einzelnen Gameten zu denken. Daß die Eizellen nicht sämtlich gleich gut ernährt werden, ist wohl zweifellos, denn die Eier desselben Seeigels sind sehr verschieden groß (Koehler 1912 u. a.). Für die Spermien dürfte der Nachweis schwieriger zu führen sein. Daß der verschiedene Ernährungszustand der Gameten die Größe der aus ihnen hervorgehenden Larven beeinflusst, ist wahrscheinlich; die Längenmaße könnten also durch die Menge des Dotters im Ei, sowie durch die, ihrerseits wiederum von der Ernährung im Hoden abhängigen chemischen Eigenschaften des Spermatozoons mitbestimmt werden. Daß aber auch der Grad der Mutter- oder Vaterähnlichkeit der Bastardlarven, d. h. die Anzahl der Brücken, der analen Wurzeln, das Auftreten oraler Scheitelbalken, von dem Ernährungszustand der Gameten abhängig seien, ist sicher nicht richtig. Denn diese Merkmale sind bei durchaus gleichgroßen und gleichgesunden Larven desselben Elternpaares höchst variabel: ich darf hier auf die Ausführungen auf S. 47—50 verweisen, die sich gegen Doncasters Annahme einer Abhängigkeit der Vererbungskraft der Gameten von ihrem Gesundheitszustande richten, ferner auf die Ergebnisse der Bohrversuche und der Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten; in beiden Fällen vererbten junge und alte Gameten desselben Elternpaares verschieden, obwohl doch die Larven gleich groß und gleich gesund waren. Es bleibt somit als letzte Möglichkeit die folgende Erklärung: Die Ursachen der gleichelterigen Variabilität liegen in den Geschlechtszellen selbst.



Die weitere Frage ist nun die: Wirken diese Ursachen vor den Reifungsteilungen, während der Reifungsteilungen oder nach Ablauf der Reifungsteilungen? Gleichzeitig muß gefragt werden, welcher Natur diese Ursachen sein können, die vor, während oder nach den Reifungsteilungen einwirken.

Sollten die Ursachen der gleichelterigen Variabilität während der Reifungsteilungen wirksam werden, so müßte man an die Erbfaktoren denken. Fälle, in denen eine fluktuierende Variabilität durch das Zusammenwirken mehrerer Paare von Erbfaktoren von konstantem Dominanzverhältnis bedingt wird, welche sämtlich bei ihrer Verteilung auf die einzelnen Gameten dem Spaltungsgesetze gehorchen, sind in neuerer Zeit mehrfach bekannt geworden. So stellte Lang die Hypothese auf, die Variabilität der Ohrenlänge bei Kaninchenbastarden in  $F_2$ , wie sie Castle beschrieb, möchte durch das Vorhandensein dreier Erbfaktorenpaare mit konstantem Dominanzverhältnis verursacht sein. Die  $F_1$ -Individuen, etwa von der Formel  $AA Aaaa$  — A bedeutet Verlängerung der Ohren um 20 mm —, bilden acht Sorten von Gameten, die sich durch die Anzahl der A, welche sie besitzen, unterscheiden. Eine Sorte hat kein A, drei Sorten haben ein A, weitere drei Sorten haben 2 A, die letzte (achte) Sorte besitzt 3 A. Von jeder Sorte sind natürlich gleichviel Gameten vorhanden. Bei Inzucht der  $F_1$ -Bastarde entstehen demnach 64 Kombinationen, welche 0 bis 6 A führen. Unter 64  $F_2$ -Individuen sind die Kombinationen ohne A und mit 6 A je einmal vorhanden, die mit einem und mit 5 A je 6 mal, die mit 2 und mit 4 A je 15 mal, die mit 3 A 20 mal verwirklicht. Wenn nun gänzlichliches Fehlen von A 100 mm Ohrenlänge bedeutet, so wird  $F_2$  die folgende Zusammensetzung haben:

1 $F_2$ -Individuum	mit 0 A	= 100 mm Ohrenlänge,
6 $F_2$ -Individuen	" 1 A	= 120 " "
15 $F_2$ - " "	" 2 A	= 140 " "
20 $F_2$ - " "	" 3 A	= 160 " "
15 $F_2$ - " "	" 4 A	= 180 " "
6 $F_2$ - " "	" 5 A	= 200 " "
1 $F_2$ -Individuum	" 6 A	= 220 " "

100 und 220 sind dabei die mittleren Ohrenlängen der beiden Elterarten. Es ergibt sich also in  $F_2$  eine ideal binomiale Verteilung der Varianten, wenn nach der Polymeriehypothese für die eine zu determinierende Eigenschaft mehrere Erbfaktorenpaare angenommen werden,

wobei die dominanten Allelomorphe beim Zusammentreffen ihre Wirkung addieren.

Die einzelnen Varianten der  $F_2$ -Generation wären demnach im Falle Castles als Kombinationen (vgl. S. 10) aufzufassen.

Die Richtigkeit dieser Auffassung konnte für die Kaninchenbastarde freilich nicht sicher bewiesen werden. Doch wurde neuerdings, wie ich Johannsen (S. 556) entnehme, ein bedeutend sicherer gestellter Fall von Tammes aufgefunden. Die Autorin kreuzte *Linum angustifolium* mit *Linum vulgare* und verglich die Samenlängen.  $F_2$  wies, wie zu erwarten, eine weit größere Variabilität der Bastardmerkmale auf als  $F_1$ ; die elterlichen Mittelwerte waren in  $F_2$  nirgends überschritten. Die „Isogenie“<sup>1)</sup> der  $F_1$ -Pflanzen stach deutlich gegen die „Anisogenie“ der  $F_2$ -Pflanzen ab, indem die Samen einer  $F_2$ -Pflanze untereinander viel ungleicher waren, als die einer  $F_1$ -Pflanze. — Hier erscheint es wirklich als überskeptisch, die Anwendbarkeit der Polymeriehypothese in Zweifel ziehen zu wollen, da sämtliche statistischen Forderungen durchaus erfüllt sind, wie Johannsens Durcharbeitung des Zahlenmaterials von Tammes (1913, S. 556) zeigte.

Der Anwendung dieser Anschauung auf meinen Fall steht nun bei flüchtiger Betrachtung ein Hindernis entgegen: meine Bastarde gehören der  $F_1$ -Generation an, die — rein homozygotische Elterarten vorausgesetzt — isogen sein müßte. Nun darf man aber keinesfalls als sicher annehmen, daß *Strongylocentrotus* und *Sphaerechinus* hinsichtlich derjenigen Erbfaktoren, welche bei der Bastardierung eine Rolle spielen, rein homozygotisch seien, da wir diese Erbfaktoren natürlich beim Studium allein der  $F_1$ -Generation nicht kennen lernen. Daß aber die Individuen einer Spezies hinsichtlich solcher Erbfaktoren, deren zugehörige Merkmale in der Artdefinition nicht eindeutig festgelegt sind, sich unterscheiden können, kann nicht bezweifelt werden. So schreibt E. Baur (S. 208), daß die  $F_1$ -Individuen bei gewissen *Antirrhinum*-Kreuzungen „nicht in jeder Hinsicht homozygotisch, sondern ziemlich kompliziert heterozygotisch sind. *Antirrhinum molle* besteht, wie alle überhaupt untersuchten Pflanzen- oder Tier-„Spezies“<sup>2)</sup>, aus einer Unmenge kleinster Unterarten; aber da *A. molle* sich immer nur durch Fremd-

<sup>1)</sup> Isogenie besteht bei Individuen, die sämtlich die gleiche Erbformel haben, also beispielsweise bei Castles Kaninchen in  $F_1$  (AAAAaa) und bei den Elterarten (AAAAAA und aaaaaa). Anisogenie bestand bei Castle dagegen in  $F_2$ , wo 64 Erbformeln vorkamen (Langs Deutung als richtig vorausgesetzt).

<sup>2)</sup> Von mir gesperrt.

bestäubung fortpflanzt, sind die Unterarten bunt durcheinander gekreuzt. Genau so könnten auch *Strongylocentrotus lividus* und *Sphaerechinus granularis* aus einer Unmenge kleinster Unterarten bestehen, die bunt durcheinander gekreuzt sind; somit könnten also viele Eltertiere Heterozygoten sein. Nur müßten die in der P-Generation heterozygotisch vorhandenen Faktoren zwei Bedingungen genügen: Bei artgleicher Befruchtung dürften sie nur solche Merkmale determinieren, die innerhalb des Bereiches der auf S. 19—27 beschriebenen Variabilitäten des *Strongylocentrotus*- bzw. des *Sphaerechinus*-Skelettes liegen. Bei artfremder Befruchtung aber müßten sie die ganze Variabilitätsbreite der  $F_1$ -Bastarde hervorzurufen imstande sein, die unter Verwirklichung aller erdenklichen Übergangsstufen vom *Strongylocentrotus*- bis zum *Sphaerechinus*-Typus reicht (vgl. S. 31—36). Daß man Faktorenkombinationen ersinnen könnte, die diesen beiden Forderungen gerecht werden, läßt sich nicht bestreiten. Somit komme ich zu dem vorläufigen Ergebnis: Es spricht zwar nichts für, aber vorläufig auch nichts gegen die Annahme, daß die gleichelterigen Varianten Kombinationen sind.

Sollten die Geschwistervarianten in  $F_1$  nun tatsächlich Kombinationen, d. h. Individuen von verschiedener Erbformel sein, so müssen die Eltertiere verschiedene Gametensorten bilden. Nach dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens entstehen nun diese verschiedenen Gametensorten in den Reifungsteilungen: der diploide Erbfaktorenkomplex der Geschlechtsmutterzelle, Oozyte oder Spermatozyte, wird in den Reifungsteilungen nach Zufallsgesetzen auf ihre vier Abkömmlinge, d. i. auf die haploiden Geschlechtszellen verteilt. Das Wesen des Spaltungsgesetzes, und damit die Grundlage der gesamten mendelistischen Vererbungserscheinungen, wird nur dann verständlich, wenn man sich daran erinnert, daß die vier Tochterzellen einer Gametozyte, seien es Eier oder Spermatozoen, Geschwisterzellen sind, und daß der Zufall darüber entscheidet, ob in der Reduktionsteilung das väterliche oder das mütterliche Chromosom in die eine der Schwesterzellen gerät. Indem man sich so genötigt sieht, den einen allelomorphen Erbfaktor in das väterliche, den anderen allelomorphen Erbfaktor in das homologe mütterliche Chromosom zu verlegen, entscheidet der Zufall darüber, ob die eine oder die andere von je zwei Schwesterzellen beispielsweise den mütterlichen Erbfaktor des allelomorphen Paares erhält. Damit ist das Spaltungsgesetz erklärt, wonach stets die Hälfte aller Gameten eines Individuums den einen der beiden allelomorphen Erbfaktoren, die andere Hälfte aller Gameten aber den anderen allelomorphen Erbfaktor erhält;

und aus dem Spaltungsgesetze leiten sich wiederum alle die Zahlenverhältnisse ab, die wir in den mendelistischen Versuchen mit so großer Regelmäßigkeit auftreten sehen.

Will man also nicht auf die zytologische Erklärung des Spaltungsgesetzes gänzlich verzichten, so muß man die Erbfaktoren in den Chromosomen lokalisieren und die Verteilung der Erbfaktoren in bekannter Weise nach Zufallsgesetzen in den Reifungsteilungen erfolgen lassen.

Setzt man aber die Richtigkeit dieser Auffassung voraus, so ergibt sich ein einfaches Mittel, um experimentell zu entscheiden, ob alle Geschwistervarianten Kombinationen sind oder nicht: Die Zufallsgesetze arbeiten an jedem Orte in gleicher Weise: demnach müssen an jeder beliebigen Stelle einer Gonade die verschiedenen Gametensorten in gleichen Zahlenverhältnissen gebildet werden. Ist z. B. ein Tier einfach heterozygot, so müssen an jeder beliebigen Gonadenstelle aus einer Gametozyte zwei dominante und zwei rezessive Gameten entstehen. Dagegen ist es ausgeschlossen, daß einmal aus den oral gelegenen Gametozyten je vier dominante, aus den aboral gelegenen Gametozyten je vier rezessive Gameten entstünden usw. Nun bleiben zwar die Gameten nicht dauernd an dem Orte, wo sie entstanden sind, liegen; aber auch wenn sie passiv, wie die Seeigeleier und -spermatozoen unter dem Druck der nachrückenden neugebildeten Geschlechtszellen, oder aktiv, wie vielleicht die Spermatozoen im Hoden, durcheinander gemischt werden, ist es doch gänzlich unmöglich, daß gerade alle dominanten Gameten an das eine, alle rezessiven Gameten an das andere Gonadenende gerieten. Denn in ihrer äußeren Form, der aktiven Beweglichkeit und in sonstigen Eigenschaften, die bei der Durchmischung der Gameten zur Bevorzugung einer bestimmten Richtung führen könnten, unterscheiden sich die dem Erbfaktorenbestande nach verschiedenen Gameten sicher nicht. Somit muß, auch nach noch so gründlicher Durchmischung der Gameten innerhalb der Gonade, die prozentuale Zusammensetzung des Materiales aus den verschiedenen Gametensorten an jeder beliebigen Stelle der Gonade die gleiche sein.

Wenn nun also die Geschwistervarianten ausschließlich Kombinationen sind, d. h. wenn die Anisogenität, die Verschiedenheit der Erbfaktorenkomplexe der einzelnen Gameten die einzige Ursache der Geschwistervariabilität ist, so müssen verschiedene Gametensätze desselben Tieres bei der Kreuzung mit gleichwertigem Gametenmateriale eines anderen Tieres stets die gleichen Zuchtwerte hervorrufen, gleich-

gültig, ob die Gameten nun dem Ausführungsgange oder mittleren Gonadenregionen oder den blinden Endschläuchen der Gonadenspitzen entnommen sind. Dieses Verhalten muß stets beobachtet werden, wie oft man auch den Versuch variieren und wiederholen mag. Wenn ein einziges Mal — Gleichheit wirksamer Milieufaktoren bei der Aufzucht (Temperatur) vorausgesetzt — spontane Gameten anders vererben als mittlere oder zurückgehaltene, so ist damit der Nachweis erbracht, daß die Geschwistervarianten nicht ausschließlich Kombinationen sind<sup>1)</sup>.

Wie nun die unter CI 2 e (S. 110—127) dargestellten Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten zeigten, vererbten tatsächlich die spontanen Gameten etwa in  $\frac{2}{3}$  der untersuchten Fälle die Artmerkmale deutlich stärker oder schwächer als zurückgehaltene Gameten desselben Tieres. Berücksichtigt man die einzelnen Merkmale, wie es in der kleinen Tabelle 8 b (S. 120) geschehen ist, getrennt, so vererbten die zurückgehaltenen Gameten, bei 220 untersuchten Fällen, ein Artmerkmal 89mal deutlich stärker, 60mal deutlich schwächer als die spontanen Gameten desselben Tieres, 71mal ebenso stark wie die spontanen. In 149 von 220 Fällen also lagen die gefundenen Differenzen außerhalb der berechneten Fehlergrenzen, nur in 71 von 220 Fällen kann man nicht wissen, ob die vorgefundenen Differenzen wirkliche, oder nur durch statistische Fehler vorgetäuscht waren.

Da also bei etwa  $\frac{2}{3}$  aller Fälle sicherlich Differenzen zwischen den Zuchtwerten aus spontanen und zurückgehaltenen Gameten desselben Tieres bestanden, so ist die Unhaltbarkeit der Auffassung nachgewiesen, die Geschwistervarianten seien samt und sonders Kombinationen; mit anderen Worten, die Verschiedenheit der Erbfaktoren, welche die einzelnen Gameten führen, ist nicht die einzige Ursache der Geschwistervariabilität. Daß die Variabilität z. B. der allein aus spontanen Gameten gezüchteten Schwesterlarven einzig und allein durch die Anisogenie der spontanen Gameten verursacht wäre, ist hiermit noch nicht ausgeschlossen. Die Differenzen der Mittelwerte von Vergleichszuchten einerseits aus spontanen, andererseits aus zurückgehaltenen Gameten derselben Gonade aber können durch die Annahme von Kombinationen niemals erklärt werden. Denn einzelne Geschwisterlarven können zwar anisogen sein; Geschwisterzuchten im Vergleich aber sind stets isogen. Diffe-

<sup>1)</sup> Diese Überlegungen gelten nur für diejenigen Organismen allgemein, bei denen, wie es bei den Echiniden bekanntlich zutrifft, die Reifungsteilungen längere Zeit vor der Vereinigung von Ei und Spermatozoon stattfinden (vgl. S. 279/280).



renzen der Mittelwerte von Geschwisterzuchten können daher nicht auf Anisogenie beruhen: sie müssen andere Ursachen haben. Diese können natürlich wiederum nicht im Milieu, etwa in verschiedenen Ernährungsverhältnissen am Ausführgang und in den Blindschläuchen, zu suchen sein, erstens aus den auf S. 183 wiederholten Gründen, zweitens gerade im vorliegenden Falle deshalb nicht, weil tatsächlich die Geschwisterlarven aus spontanen und aus zurückgehaltenen Gameten stets gleich gesund und gleich gut oder schlecht ausgewachsen waren. Die Ursachen dafür, daß spontane und zurückgehaltene Gameten die Artmerkmale verschieden stark vererben, liegen also in den Gameten selbst und bestehen außerdem sicherlich nicht in Verschiedenheiten der Erbfaktorenkomplexe, vielmehr sind die Erbfaktorenkomplexe spontaner Gameten, bei prozentualer Betrachtung der etwa vorhandenen verschiedenen Gametensorten, genau die gleichen wie bei den zurückgehaltenen Gameten desselben Tieres.

Worin können sich aber spontane und zurückgehaltene Gameten noch unterscheiden, wenn sie im Erbfaktorenkomplexe und im Gesundheitszustande gleich sind? Ich wüßte hier keinen anderen Unterschied als das Alter der Gameten.

Unter dem Alter eines Gameten verstehe ich die Zeit, die seit dem Ablaufe seiner Reifungsteilungen verflossen ist. Damit komme ich, wie im folgenden gezeigt wird, zu einer Ursache der gleichelterigen Variabilität, die, entsprechend der soeben gegebenen Definition, nach Ablauf der Reifungsteilungen wirksam wird.

Schon der anatomische Bauplan der Gonade macht es sehr wahrscheinlich, daß die Gameten im Ausführgange durchschnittlich älter sind als diejenigen der blinden Endschläuche. Die Gonade setzt sich ja aus einer Menge von Blindschläuchen zusammen, die alle in radiärer Richtung zur Längsachse der Gonade verlaufend, ihre Öffnungen dem Zentrum, der Längsachse der Gonade zuwenden, so daß hier ein gemeinsames Lumen entsteht, das sich am aboralen Pole des Seeigels zum Ausführgange verengert. Das Keimepithel nun kleidet die Terminalschläuche aus. Die vom Keimepithel abgelösten Gameten fallen in das Lumen der Endschläuche und werden offenbar durch den Druck der neugebildeten, nachrückenden Gameten allmählich in das gemeinsame Lumen des zentralen Gonadenteiles hineingeschoben, in dem die Gonadenlängsachse verläuft. Hier angelangt, werden sie durch den Druck der neugebildeten Gameten, die aus allen Endschläuchen, d. h. radiär, zentripetal und von oralwärts her, ebenfalls in das gemeinsame Lumen nachrücken,



in diesem allmählich aboralwärts, d. h. gegen den Ausführgang hin und endlich in diesen hineingepreßt. Somit müssen die Gameten des Ausführganges durchschnittlich älter sein, als die in den blinden Endschläuchen befindlichen.

Nun legt ein gesunder Seeigel im Aquarium niemals Geschlechtszellen ab. Und auch in der Natur wird wohl kaum ein ununterbrochenes, stetiges Ablegen der Gameten in genau dem Tempo stattfinden, in dem sie gebildet werden; denn wenn es so wäre, müßten die sehr verschiedenen Füllungszustände der Gonaden, wie man sie bekanntlich bei schätzungsweise gleich alten Tieren nicht selten antrifft, unverständlich bleiben. Vielmehr werden in der Natur wahrscheinlich größere Gametenportionen schubweise abgelegt. Zwischen je zwei solchen Ablagen aber, und ebenso auch stets im Aquarium, bleiben die an sich schon durchschnittlich ältesten Eier im Ausführgange liegen und werden immer älter, während zum Nachrücken jüngerer Gameten in den Ausführgang kein Platz mehr vorhanden ist. In den blinden Endschläuchen dagegen werden die Gameten, wenn sie wirklich nicht mehr vorrücken können, zwar auch älter; dafür werden hier aber neue Gameten gebildet, die das Durchschnittsalter wieder herabdrücken. Solange also noch Geschlechtszellen neugebildet werden, wird im Zeitraume zwischen zwei Ablagen die durchschnittliche Altersdifferenz zwischen spontanen und zurückgehaltenen Gameten höchstens größer; wo aber keine Neubildung mehr stattfindet, da wird die mittlere Altersdifferenz wenigstens nicht kleiner, sondern sie bleibt sich gleich.

Für die Ovarien führte auch die Untersuchung gewisser morphologisch-statistischer Verhältnisse zu dem gleichen Ergebnis, daß die Eier des Ausführganges, d. h. die spontanen Eier, durchschnittlich älter sind als die Eier der blinden Terminalschläuche, d. h. die zurückgehaltenen Eier. Erstens findet man nämlich bei den zurückgehaltenen Eiern mehr Oozyten als bei den spontanen, zweitens sind die Gallerthüllen der zurückgehaltenen Eier im Durchschnitt kleiner, als diejenigen der spontanen Eier. Diese Verhältnisse werden im Abschnitt E I b besprochen werden.

Da also spontane und zurückgehaltene Gameten verschieden alt sind und sich, außer dem Alter nach, wohl schwerlich sonstwie unterscheiden, da ferner spontane und zurückgehaltene Gameten die Artmerkmale verschieden stark vererben, so erscheint es unerläßlich, in dem verschiedenen Durchschnittsalter der Gameten die Ursache für ihre verschiedene Durchschlagskraft bei der Bastardierung zu erblicken. Die spontanen Gameten vererben die Artmerkmale deshalb nicht ebenso

stark wie die zurückgehaltenen Gameten desselben Tieres, weil sie im Durchschnitt älter sind als diese. Die Durchschlagskraft des Gameten bei der Bastardierung ist eine Funktion seines Alters im Augenblick der Befruchtung.

Zu genau derselben Auffassung führt die Betrachtung der Bohrversuche. Diese stellen in mehr als einer Hinsicht vollkommene Analoga zu den Versuchen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten dar. Bei diesen Versuchen wurden Geschwisterzuchten verglichen, die sich allein im Durchschnittsalter der Gameten im Augenblicke der Befruchtung unterschieden: die Altersverschiedenheit der beiden Gameten-gruppen ist aber für die Spermatozoen nur aus dem Bau der Gonade erschlossen: für die Eier ist sie zwar außerdem noch durch Beobachtungen gestützt, deren Beweiskraft aber vorläufig noch bezweifelt werden könnte. Die Größe der Altersdifferenz ist aber ohne weiteres nicht zu bestimmen. Bei den Bohrversuchen dagegen sind zweifellos die spontanen Gameten der zweiten Befruchtung älter als diejenigen der ersten Befruchtung, nämlich um gerade die durchaus bekannte Zeit, welche zwischen der ersten und der zweiten Befruchtung verflossen ist. Beide Male werden demnach Geschwistergameten auf ihre Durchschlagskraft miteinander verglichen, die sich nur dem Alter nach unterscheiden. Im ersten Falle ist die Größe der Altersdifferenz unbekannt, im zweiten Falle bekannt. Dafür haftet den Bohrversuchen andererseits ein Mangel an, den wiederum die Versuche mit spontanen Gameten nicht hatten. Von den vier möglichen Kreuzungen der Versuche mit gleichzeitiger Befruchtung sind in den Versuchen mit sukzessiver Befruchtung nur zwei möglich: Im ersten Falle führte ich fast stets mit den Gameten eines Elterpaares folgende vier Kombinationen aus:  $sp \text{♀} sp \text{♂}$ ,  $sp \text{♀} b \text{♂}$ ,  $b \text{♀} sp \text{♂}$ ,  $b \text{♀} b \text{♂}$ ; mit anderen Worten, ich kreuzte junge Eier mit jungem und altem Sperma, zweitens alte Eier mit jungem und altem Sperma. Auf diese Weise war stets leicht zu ermitteln, welche Veränderungen der Zuchtwerte einerseits auf Kosten des Alters der Spermatozoen, welche andererseits auf Kosten des Alters der Eier zu setzen waren. Es zeigte sich dabei, daß das Alter der Eier einen nicht geringeren Einfluß auf die Zuchtwerte ausübt als das Alter der Spermatozoen. Bei den Bohrversuchen dagegen konnten naturgemäß nur junge Eier mit jungen Spermatozoen, sowie um x Tage ältere Eier mit ebensoviel älteren Spermatozoen befruchtet werden: dagegen fehlen, wenigstens bei Vergleichen von Geschwisterzuchten, die allein als bezeichnend anzusehen sind, die Analoga für die Zuchten  $\text{♀} sp \text{♂} b$  und

beispi: d. h. die Kombinationen: junge Eier mit altem Sperma und umgekehrt, konnten nicht ausgeführt werden. Somit ist es bei den Bohrversuchen unmöglich, mit Sicherheit die Teilwirkungen auseinanderzuhalten, die bei der Verschiebung der Mittelwerte einerseits von dem Alter der Eier, andererseits von dem Alter der Spermatozoen ausgeübt wurden. Trotzdem bestätigen die Bohrversuche das Ergebnis der Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten vollkommen: Hätte das Alter der Gameten keinen Einfluß auf die Vererbungsrichtung, so hätte die zweite Befruchtung stets die gleichen Zuchtwerte ergeben müssen wie die erste. Tatsächlich ergab sie nur bei zwei Elterpaaren von 13 in zwei bzw. drei aufeinanderfolgenden Befruchtungen stets gleiche Zuchtwerte; in den übrigen Fällen aber verschoben sich die Zuchtwerte von der ersten Befruchtung zur zweiten. Da sich nun die, beide Male spontanen Gameten desselben Elterpaares nur durch ihr Alter unterscheiden, da ferner alle wirksamen Milieufaktoren (Temperatur) bei der Aufzucht der ersten und zweiten Befruchtung gleich gehalten wurden, so kann die Verschiebung der Mittelwerte wiederum nur durch das verschiedene Alter der Gameten zur Zeit der ersten oder der zweiten Befruchtung erklärt werden. Somit wird man durch die Bohrversuche zum zweiten Male und vielleicht noch augenfälliger als durch die erste Versuchsreihe auf den Satz geführt, daß die Durchschlagskraft der Gameten bei der Bastardierung eine Funktion ihres Alters im Augenblicke der Befruchtung ist.

Die Tatsache der funktionellen Abhängigkeit der vererbenden Kraft der Gameten von ihrem Alter im Augenblicke der Befruchtung ist demnach durch zwei voneinander unabhängige, ziemlich umfangreiche Versuchsreihen sichergestellt. Danach taucht die weitere Frage auf, ob die Versuche auch über die Form dieser Funktion (im mathematischen Sinne), mit anderen Worten über die Art und Weise, wie Alter und Vererbungsrichtung im einzelnen miteinander verknüpft sind, etwas aussagen.

Leider ist mein Objekt in dieser Hinsicht weniger günstig, als vielleicht manche andere es wären. Die Bohrversuche können hier nicht als Ausgangspunkt dienen, da ihre Ergebnisse, wie oben ausgeführt wurde, Resultanten aus der Wirksamkeit des Alters der Eier und des Alters der Spermatozoen sind, ohne daß es gelänge, im einzelnen Falle zu entscheiden, was auf Rechnung der männlichen, was andererseits auf Rechnung der weiblichen Gameten zu setzen ist. Die Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten aber haben die bedeutsame

Tatsache kennen gelehrt, daß sowohl ältere Eier wie ältere Spermatozoen die Artmerkmale bald stärker, bald ebenso stark, bald schwächer vererben als jüngere Gameten desselben Tieres.

Hieraus könnte man auf sehr verschiedenartige Formen der Abhängigkeit von Alter und Vererbungskraft schließen. Eines aber müssen alle diese möglicherweise verwirklichten Formen gemeinsam haben: mit zunehmendem Alter des Gameten muß ein abwechselndes Steigen und Fallen der vererbenden Kraft Hand in Hand gehen; bei einem bestimmten optimalen Alter des Gameten muß die Vererbungskraft ein Maximum erreichen, in dem Sinne, daß ein Gamet, der dieses optimale Alter noch nicht erreicht oder bereits überschritten hat, die Artmerkmale schwächer vererbt als im Zeitpunkt seines optimalen Alters. Mathematisch gesprochen: die Vererbungskurve muß mindestens einen Wendepunkt besitzen. Ob aber nicht nur einer, sondern mehrere solcher Wendepunkte vorhanden sind, und ob sie alle auf gleicher Höhe liegen, mit anderen Worten, ob der Gamet mit zunehmendem Alter nur einmal oder mehrmals optimal vererbt, und ob auf jeder dieser, relativ zur Zeit unmittelbar vor und nachher, optimalen Alterstufen gleich optimal oder etwas verschieden, das zu entscheiden reichen meine Versuche nicht aus. Wenn es beispielsweise gelungen wäre, bei den Bohr-experimenten mehr als 2 oder 3, so z. B. 10 oder 20 Befruchtungen nacheinander auszuführen, und wären dabei die Zuchtwerte periodisch mehrmals nacheinander gestiegen und wieder gefallen, so hätte diese Kurve der Zuchtwerte als Superpositionskurve von zwei Sinuslinien aufgefaßt werden können, deren eine die Vererbungskraft der Eier dargestellt, während die andere für die Spermatozoen gegolten hätte. So ausgedehnte Versuche waren infolge der oben beschriebenen Schwierigkeiten bei meinem Objekte nicht ausführbar<sup>1)</sup>. Deshalb greife ich willkürlich aus den vorhandenen Möglichkeiten eine heraus, und zwar die einfachste, welche dennoch allen Versuchsergebnissen gerecht wird. Es

<sup>1)</sup> Hinsichtlich der Bohrversuche wird das jedermann begreiflich finden. Ich habe absichtlich die Zahl der mißglückten Versuche nicht angegeben. Dagegen hätte man vielleicht erwarten können, daß zum Ersatz ausgedehntere Versuche nach der Art desjenigen vom 5. II. (S. 124/125, 126), d. h. mit gleichzeitiger Befruchtung möglichst gleichnamiger Gameten aus möglichst zahlreichen verschiedenen Gonadenregionen ausgeführt worden wären. So habe ich denn auch von drei Elterpaaren jedesmal die Zuchten spsp, bb und dazu drei bis sechs Zuchten mit etwa entsprechenden mittleren Gameten verschiedener Regionen ausgeführt. Doch blieb das Ergebnis unklar, da in einigen der Zuchten zu wenig meßbare Plutei erhalten worden waren, was ich leider erst lange nach meiner Abreise von Neapel feststellte.

ist die Form einer einmal auf und absteigenden Schwankung der Vererbungskraft des Gameten mit dessen zunehmendem Alter, graphisch darstellbar durch irgend eine eingipfelige Kurve, wobei das Alter des Gameten auf der Abszissenachse, die Vererbungskraft auf der Ordinatenachse eingetragen sind; ich habe dabei die Kurve symmetrisch zum Wendepunkt, und in der Form der Binomialkurve entsprechend angenommen. Ich bemerke ausdrücklich, daß diese Annahmen durchaus willkürlich sind und mit dem Prinzip der Erklärung nichts zu schaffen haben. Aus den Versuchen folgt nur das eine, daß die Kurve mindestens einen Umkehrpunkt haben muß; über ihre sonstige Gestalt, ihre Stetigkeit oder Unstetigkeit gestatten sie keine Aussagen; die in den Zeichnungen gewählte Form ist vollkommen beliebig und dient nur dazu, um die Vorstellungen zwecks möglichst vereinfachter Darstellung in irgend einer Weise festzulegen.

Die beistehende Fig. 3 (Fall IIIa) stellt eine solche eingipfelige Kurve dar. O bedeutet den Zeitpunkt der Reifungsteilungen, E den Augenblick, in dem der Gamet innerhalb der Gonade der Degeneration verfällt. Die Gameten müssen mindestens das Alter A erreicht, dürfen aber das Alter B nicht überschritten haben, um gesunde ausgewachsene Plutei zu liefern. Sowohl jedes Ei, wie auch jedes Spermatozoon durchläuft in der Zeit von den Reifungsteilungen bis zur Degeneration — falls es vorher nicht abgelegt wurde — die Zeitstrecke O—E und macht währenddessen die durch die Kurve dargestellte Schwankung der vererbenden Kraft durch.

Bei der Befruchtung kommt nun ein Ei und ein Spermatozoon mit verschieden starker Vererbungskraft zusammen. Der Grad der Ausbildung eines Bastardmerkmals in dem  $F_1$ -Pluteus ist die Resultante aus den antagonistischen männlichen und weiblichen Vererbungs Kräften. Ist die Vererbungskraft des Eies stärker, so wird, immer hinsichtlich des einen bestimmten Merkmals, die Larve matroclin, ist die Vererbungskraft des Spermatozoons stärker, so entsteht eine patrocline Larve; sind endlich die beiden Vererbungsstärken gleich stark bzw. gleich schwach, so tritt das Merkmal stets genau intermediär in Erscheinung, mag der absolute Betrag der beiderseitigen Vererbungsstärken so hoch oder so nieder sein, wie er will; solange nur beide die gleiche Stärke haben.

Da in den Versuchen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten immer nur solche Zuchten miteinander verglichen wurden, in denen nur einer der beiden Gameten verschiedenes Alter hat, der



andere aber das gleiche ( $\varnothing$  sp  $\sigma$  sp mit  $\varnothing$  sp  $\sigma$  b und  $\varnothing$  b  $\sigma$  sp mit  $\varnothing$  b  $\sigma$  b für die Spermatozoen,  $\varnothing$  sp  $\sigma$  sp mit  $\varnothing$  b  $\sigma$  sp und  $\varnothing$  sp  $\sigma$  b mit  $\varnothing$  b  $\sigma$  b für die Eier), so kann bei ihrer Erklärung das andere Geschlecht mit seinen überall durchschnittlich gleich alten Gameten jedesmal vernachlässigt werden; man braucht also für jeden Vergleich nur eine Kurve. Die als Ordinate dargestellte Durchschlagskraft ist durch die gleichwertigen

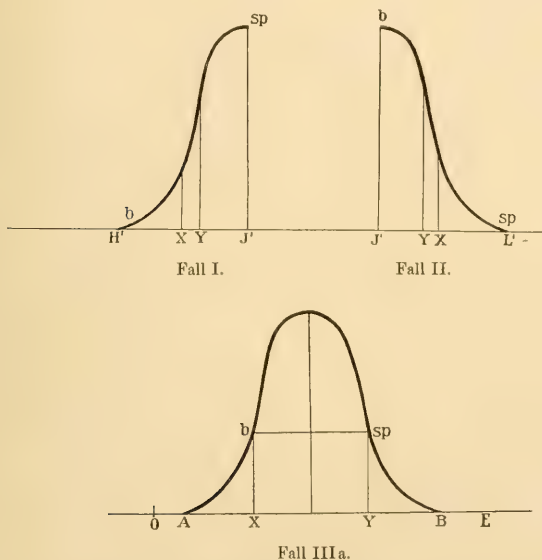


Fig. 3. Graphische Darstellung der Abhängigkeit der vererbenden Kraft vom Gametenalter; zur Erklärung der Versuche mit spontanen, mittleren und zurückgehaltenen Gameten. Buchstabenerklärung im Texte.

Gameten des anderen Geschlechts überall um gleiche Strecken verkürzt, biologisch gesprochen als um gleiche Beträge abgeschwächt zu denken. Diese Versuche hatten nun, je nach der Wahl des Elterntieres, dreierlei verschiedene Ergebnisse: I. spontane Gameten vererbten die Artmerkmale stärker als die zurückgehaltenen Gameten; II. spontane Gameten vererbten die Arteigenschaften schwächer als die zurückgehaltenen



Gameten: III. spontane und zurückgehaltene Gameten vererbten die Artmerkmale gleich stark. Diese Unterschiede werden durch die Theorie ohne weiteres verständlich. Wenn die spontanen Gameten stärker vererben (Fig. 3, Fall I), so braucht man nur anzunehmen, die spontanen Gameten seien im Mittel etwa auf dem Alter  $J^1$  der Figur, was also dem Optimum der Vererbungskraft entspricht, die zurückgehaltenen Gameten aber im Mittel auf dem jüngeren Stadium  $H^1$ : sie vererben schwächer, da sie das Optimum noch nicht erreicht haben. Dies Verhalten entspräche einer maximalen Differenz: für geringere Differenzen läßt man die beiden mittleren Altersstufen  $H^1$  und  $J^1$  unter dem aufsteigenden Kurvenast näher zusammenrücken (z. B. nach X und Y). Sind umgekehrt die zurückgehaltenen Gameten die stärkeren (Fig. 3, Fall II), so versetzt man sie auf das Optimum, die spontanen aber, als die älteren, auf den absteigenden Kurvenast, wobei wiederum die größtmögliche Vererbungsdifferenz dann erreicht ist, wenn die spontanen Gameten das Alter  $L^1$  erreicht hätten; im Falle geringerer Differenzen rücken die beiden Werte unter dem absteigenden Kurvenaste zusammen (Y, X). — Wenn endlich zwischen den beiden Vergleichszuchten sp und b überhaupt keine Differenzen bestanden, so gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. Entweder liegen die spontanen Gameten, vom Alter Y, auf dem absteigenden, die zurückgehaltenen Gameten, vom Alter X, auf dem aufsteigenden Kurvenast (Fig. 3, Fall IIIa), d. h. jene haben das Optimum überschritten, diese haben es noch nicht erreicht, jene sind im Mittel zu alt, diese im Mittel zu jung, um optimal zu vererben. Eine Vergleichszucht mit Gameten aus mittleren Gonadenregionen müßte hier höhere Werte ergeben als die spontanen und zurückgehaltenen Gameten. — Oder das ganze Gametenmaterial hat relativ so geringe Altersunterschiede, daß sie bei den Vererbungserscheinungen nicht bemerkt werden (Fall IIIb). Dies wäre z. B. dann möglich, wenn ein Tier vor kurzer Zeit den Hauptvorrat seiner Gameten abgesetzt hat und nun in sämtlichen Gonadenpartien mit der Neubildung von Gameten beschäftigt ist. Alle Gameten wären dann ungefähr gleich jung (aufsteigender Kurvenast). Ähnlich könnten sie im umgekehrten Falle sämtlich ungefähr gleich alt sein, d. h. das Optimalalter sämtlich um ähnliche Zeitbeträge überschritten haben, wenn ein Individuum etwa im Aquarium die Produktion von Geschlechtszellen seit langer Zeit eingestellt hätte, ohne aber den großen angesammelten Vorrat an Geschlechtszellen abzugeben. Die Beschaffenheit der Gonaden des ♀ I vom 17. II. und desjenigen vom 1. II., d. i. der beiden einzigen, deren spontane und zurückgehaltene Gameten gleich stark vererbten (vgl. Tab. 8a, S. 119 u.

Tab. 9, S. 124/125), scheint dafür zu sprechen: das ♀ I vom 17. II. hatte extrem gefüllte Gonaden, sehr große, stark quellbare Gallerthüllen und nahezu überhaupt keine Oozyten, was beides für relativ hohes Alter der Gameten spricht. Dagegen hatte das ♀ vom 1. II. sehr dünne, an reifen Eiern arme Ovarien mit sehr zahlreichen Oozyten und wenig quellbaren Gallerthüllen, beides Zeichen von Jugendlichkeit der Gameten. Gerade von diesem ♀ wurde auch eine Zucht mit mittleren Eiern ausgeführt (S. 124/125), die tatsächlich genau ebenso vererbten, wie die spontanen und zurückgehaltenen Gameten auch.

Somit sind die theoretisch möglichen Fälle I, II und IIIb tatsächlich alle durch Einzelversuche zu belegen; nur für den Fall IIIa fehlt ein entsprechender Versuchsbefund, was insofern nicht erstaunlich ist, als Versuche mit mittleren Gameten verhältnismäßig selten angestellt wurden. Fälle, in welchen spontane und zurückgehaltene Gameten gleich vererben, sind nun an sich schon selten — dies spricht wiederum sehr zugunsten der Theorie — und ich habe nur einen einzigen Versuch mit mittleren Gameten eines Tieres zur Verfügung, dessen spontane und zurückgehaltene Gameten gleich stark vererbten; es ist somit nicht verwunderlich, daß der Fall IIIa nicht ebenfalls durch ein Versuchsergebnis belegt ist.

Wie aus der Kurvendarstellung ohne weiteres hervorgeht, ist zu erwarten, daß überall, wo spontane und zurückgehaltene Gameten verschieden vererben (Fall I, II), die mittleren Gameten mittelstark vererben müssen. So könnte man in Fig. 3, Fall I das mittlere Alter der zurückgehaltenen Gameten in  $H^1$ , das der spontanen Gameten in  $J^1$  ansetzen; das mittlere Alter der mittleren Gameten würde dann etwa bei X oder Y liegen; wie man sieht, ist die zugehörige Ordinate länger als die in  $H^1$ , kürzer als die in  $J^1$ : die Vererbungskraft hält die Mitte zwischen den Vererbungskräften spontaner und zurückgehaltener Gameten. Auch dieses Verhalten war mehrfach verwirklicht, nämlich in sämtlichen hierauf untersuchten Fällen (2. II., 6. II., 13. IV., 26. II., 1. III. in Tab. 9, S. 124/125, im Texte auf S. 123 und 126/127).

Auch der letzte, gesondert zu besprechende Versuch vom 5. II. (vgl. Tab. 9 und S. 126) fügt sich dem Bilde ein: zurückgehaltene Gameten vererbten sehr wahrscheinlich in beiden Geschlechtern stark, die spontanen Gameten aber in beiden Geschlechtern schwächer, da sie das optimale Alter bereits überschritten hatten. So muß man annehmen, daß die beiden Kurven, die der männlichen und die der weiblichen Gameten, nahezu sich decken oder jedenfalls sehr genähert parallel und in sehr geringem

Abstände hintereinander herlaufen. Wenn aber die Altersverteilung der Gameten in den Gonaden beider Geschlechter ungefähr gleich war, so erklärt sich ohne weiteres die Tatsache, daß die drei Befruchtungen gleichnamiger Gameten (spsp, mm, bb) völlig gleiche Zuchtwerte ergeben: Die zurückgehaltenen Eier und Spermatozoen waren gleich optimal und lieferten somit mittlere (intermediäre, weder patrokline noch matrokline) Zuchtwerte, die spontanen Gameten beiderlei Geschlechtes waren gleich weit über das Optimum hinaus, d. h. in ihrer Vererbungskraft gleich geschwächt, und lieferten deshalb wiederum mittlere Zuchtwerte; die mittleren Gameten hielten beim ♂ wie ♀ etwa die Mitte des absteigenden Kurvenastes ein und lieferten infolgedessen natürlich ebenfalls mittlere Zuchtwerte.

Genau dieselben Überlegungen wären anzuwenden, wenn man auch in sämtlichen übrigen Versuchen (Tabelle 8) die Zuchten spsp und bb eines Elternpaares miteinander vergleicht. Diese Vergleichung habe ich bei der Besprechung der Versuchsergebnisse selbst (S. 112—122) nicht erwähnt: sie liefert im wesentlichen die gleichen Ergebnisse wie die Bohrversuche, daß nämlich in manchen Fällen die Zucht bb (jüngere Eier mit jüngeren Spermatozoen) matrokliner ist (z. B. sehr deutlich am 1. III. in Tab. 8), in anderen Fällen aber patrokliner (z. B. 16. IV. Tab. 8) als die Zucht spsp (ältere Eier mit älterem Sperma). Gelegentlich stimmen die Zuchtwerte von bb und spsp auch überein (2. II. Tab. 8). Zur Erklärung muß man in den einzelnen Versuchen verschieden große Altersdifferenzen bei Eiern und Spermatozoen annehmen, wie sie ja sicher auch bestehen werden; doch da man die Richtigkeit dieser Annahmen nicht erweisen kann, so haben diese Vergleiche keine Beweiskraft. Hier greifen vielmehr die Bohrversuche ergänzend ein, in welchen man ja den Altersunterschied zwischen den spontanen Gameten der ersten und der zweiten Befruchtung kennt.

Ich beginne mit denjenigen Versuchen, wo bei der zweiten Befruchtung sowohl das ♂ wie auch das ♀ der ersten Befruchtung verwendet wurden. Hierher gehören sämtliche Versuche der Tabelle 10 (S. 134—135) mit Ausnahme des ersten und des letzten (20. XI. mit 17. XII. zu vergleichen, 30. IV. mit 7. V. und 15. V. zu vergleichen).

Die den Versuchen mit spontanen, mittleren und zurückgehaltenen Gameten mit vollem Erfolge zugrunde gelegte Erklärung war, in kurze Worte gefaßt, folgende: Der Ausfall der Bastardierung wird bestimmt durch das Verhältnis des mittleren Alters der Spermatozoen zum mittleren Alter der Eier, die bei der Be-

fruchtung verwendet werden. Unter Alter eines Gameten ist dabei die Zeit vom Ablauf der Reifungsteilungen bis zur Befruchtung verstanden. In jedem der beiden Geschlechter aber nimmt die vererbende Kraft des Gameten, von einem geringen Ausgangswerte ausgehend, zu, je älter er wird, bis ein bestimmtes optimales Alter erreicht ist. Wird dieses überschritten, so nimmt die Vererbungskraft wieder allmählich ab.

Setzt man die Richtigkeit dieser Auffassung voraus, so sind bei den Bohrversuchen folgende Fälle möglich:

I. Die männlichen und die weiblichen spontanen Gameten — alle in Rede stehenden Versuche wurden stets mit spontanen Gameten ausgeführt — sind im Mittel relativ gleich alt; sie stehen z. B. beide gleichzeitig im optimalen Alter. Dann muß an erster Stelle gefragt werden, ob die Vererbungskraft bei weiter zunehmendem Alter des Gameten in beiden Geschlechtern in gleichem oder verschiedenem Tempo abnimmt. Mit anderen Worten, es wird gefragt, ob die Vererbungskurven beider Geschlechter in gleichen oder in verschiedenen Zeiten durchlaufen werden. Ist die erstere Annahme richtig, werden beide Kurven gleich schnell durchlaufen, so müssen sie bei relativ gleichem mittleren Alter der männlichen und weiblichen Gameten sich decken. Demnach wäre das Stärkeverhältnis zu jedem beliebigen Zeitpunkt, wo man die Befruchtung ausführen mag, gleich 1 : 1, d. h. sich immer gleich. Relativ gleiches mittleres Alter und Kongruenz der beiden Vererbungskurven vorausgesetzt, müssen sämtliche, zu beliebigen Zeitpunkten ausgeführten Befruchtungen immer die gleichen Zuchtwerte liefern. Tatsächlich zeigt nun der Versuch vom 20. IV. (Tab. 10 S. 134/135 und S. 138) das geschilderte Verhalten. Alle drei aufeinander folgenden Befruchtungen ergaben unveränderte Zuchtwerte. Da nun ein derartig gleichmäßiger Ausfall von mehr als zwei aufeinander folgenden Befruchtungen, wie sich bald zeigen wird, auf eine andere Weise nicht erklärbar ist, da er ferner in den (freilich recht wenig zahlreichen) Versuchen nur ein einziges Mal eintrat und nach der gegebenen Erklärung auch nur relativ selten zu erwarten ist, so will ich im folgenden annehmen, daß tatsächlich die Vererbungskurven beider Geschlechter nahezu kongruent sind und ungefähr gleich schnell durchlaufen werden. Mit anderen Worten: Bei *Strongylocentrotus* und bei *Sphaerechinus* ist die Form der Abhängigkeit der Vererbungsstärke vom Alter der Gameten wahrscheinlich angenähert die gleiche. Gleich starken Alterszunahmen entsprechen bei beiden Arten un-

gefähr relativ gleich starke Zunahmen oder Abnahmen der vererbenden Kraft.

II. Naturgemäß wird der entgegengesetzte Fall: die spontanen Gameten der beiden Eltertiere sind relativ ungleich alt — weit häufiger eintreten als der eben besprochene relativer Gleichalterigkeit. Im vorigen Falle deckten sich die beiden Kurven, in diesem dagegen liegen sie nebeneinander. Die Verhältnisse gestalten sich nun verschieden, erstens je nach dem absoluten Werte des Abstandes gleichphasiger Kurvenpunkte (auf der Abszissenachse gemessen), zweitens je nach dem Vorzeichen dieser Strecke: biologisch gesprochen erstens je nach der Größe des Altersunterschiedes männlicher und weiblicher Gameten, zweitens je nachdem, ob die männlichen oder die weiblichen Gameten die relativ älteren sind.

Ich gehe von dem einen der beiden möglichen Fälle aus: IIa.) die mütterlichen Gameten seien relativ älter als die väterlichen, mit anderen Worten, die Vererbungskurve der Eier sei gegen die der Spermatozoen nach links verschoben (Fig. 4).

Ich will hier für drei willkürlich gewählte Abstände gleichphasiger Kurvenpunkte (Unterfall 1—3) den Zuchterfolg ableiten, wie er sich aus den Figuren 4<sub>1-3</sub> ergibt. Die linke Kurve bedeutet jedesmal die vererbende Kraft der Eier in ihrer Abhängigkeit vom Alter, die rechte die vererbende Kraft der Spermatozoen. Die Kurven sind von links nach rechts zu lesen. Um das Zuchtergebnis zu erfahren, das bei einer Befruchtung im Zeitpunkte x zu erwarten ist, braucht man nur im Punkte x der Abszissenachse die Senkrechte zu errichten und die Differenz aus weiblicher und männlicher Ordinate zu bilden. Sind beide gleich lang, so fällt das untersuchte Merkmal genau intermediär aus; ist die mütterliche Ordinate länger, so erfolgt matrocline, ist sie kürzer als die väterliche, so erfolgt patrocline Ausbildung des Merkmals; der Grad der Patroklinität oder Matroklinität wächst mit der Größe der Differenz. Das Gesagte gilt natürlich für einzelne Gametenpaare gerade so gut wie für Mittelwerte ganzer Gametensätze, wie sie in den Bastardierungen verwendet wurden.

Der größtmögliche Abstand der beiden Kurven ist in Fig. 4<sub>3</sub> angenommen: Während die spontanen Spermatozoen so jung wie möglich sind, sind die spontanen Eier optimal alt. Mit anderen Worten: der Kurvenabstand ist gleich der Hälfte der Basis, auf der die ganze Kurve steht, d. h. er veranschaulicht die Hälfte der Zeit, innerhalb welcher ein Gamet fähig ist, normale ausgewachsene Plutei zu bilden (vgl. hierzu



Abschnitt D IV b und c). Würde man den Abstand noch größer nehmen, d. h. die zweite Befruchtung noch länger hinausschieben als von  $J'$  nach  $J''$ , so würde sie keine ausgewachsenen Plutei mehr ergeben, da die Eier schon zu schwach wären. Somit brauchen Kurvenabstände, die noch größer sind als  $J'J''$  in 4<sub>3</sub>, nicht berücksichtigt zu werden.

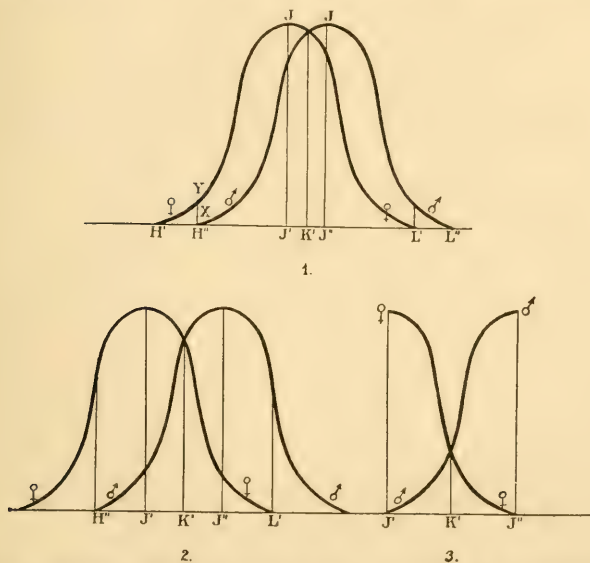


Fig. 4. Graphische Darstellung zur Erklärung der Bohrversuche. Es ist angenommen, die Eier seien im Augenblick der Befruchtung relativ älter („Fall IIa“, die Kurven sind von links nach rechts zu lesen) oder jünger („Fall IIb“, Kurven von rechts nach links zu lesen) als die Spermatozoen. — Buchstabenerklärung im Texte.

Im ersten Falle (Fig. 4<sub>1</sub>) ist nun angenommen, der Kurvenabstand (dargestellt z. B. durch die Strecke  $J'J''$ , da die Wendepunkte (J) ja gleichphasig sind) betrage  $\frac{1}{3}$  der halben Kurvenbasis ( $H'J' = 3 J'J''$ ). Auf Grund des oben angegebenen Verfahrens ist folgendes Verhalten abzuleiten: Aus Befruchtungen zu den Zeitpunkten links von  $H''$  entstehen nur unregistrierbare Plutei, da das Sperma nicht die volle Entwicklungsstärke hat. Befruchtungen in der Zeit von  $H''$  bis  $K'$  ergeben



leicht matroklone Zuchten. Je näher an  $K'$  der Zeitpunkt der Befruchtung heranrückt, um so schwächer matroklin fällt die Zucht aus. Befruchtung in  $K'$  ergibt eine genau intermediäre Zucht. Befruchtungen zu späteren Zeitpunkten ( $K'$  bis  $L'$ ) liefern leicht patroklone Zuchten: auch hier wird der Grad der Patroklinität zuerst leicht zu-, dann wieder leicht abnehmen; im allgemeinen bleiben die Differenzen gering.

Im zweiten Falle (Fig. 4<sub>2</sub>) beträgt der Abstand beider Kurven  $\frac{2}{3}$  der halben Kurvenbasis ( $2 H''J'' = 3 J'J''$ ). Der Altersunterschied ist also doppelt so groß wie im ersten Falle. Befruchtungen, die untersuchbare Larven liefern, sind möglich zwischen  $H''$  und  $L'$ . Genau wie im vorigen Falle ergeben Befruchtungen von  $H''$  bis  $K'$  matroklone, die Befruchtung in  $K'$  genau intermediäre, die Befruchtungen von  $K'$  bis  $L'$  patroklone Larven. Doch sind hier die Differenzen viel größer als im vorigen Falle. In  $H''$  befruchtete Keime werden bereits stark matroklin, weiterhin steigt dann der Grad der Matroklinität nur wenig oder überhaupt nicht mehr an und geht jenseits  $J'$  in raschem Abfall über Indifferenz ( $K'$ ) zu ebenfalls stark patroklinen Werten über.

Fall 3. Der Kurvenabstand ist gleich der halben Kurvenbasis, d. h. so groß wie irgend möglich. Links von  $J'$  sind keine untersuchbaren Plutei wegen der Schwäche der Spermatozoen, rechts von  $J''$  keine ausgewachsenen Plutei wegen der Schwäche der Eier erzielbar. Hier treten die größten überhaupt möglichen Differenzen der Zuchtwerte auf. Befruchtung in  $J'$  liefert eine extrem mütterliche Zucht; je später man befruchtet, um so rascher nimmt der Grad der Matroklinität ab, um jenseits von  $K'$  schnell zu extremer Patroklinität ( $J''$ ) überzugehen.

Überall also (Fall IIa 1—3), wo die mütterlichen Gameten durchschnittlich älter sind als die väterlichen, fallen später befruchtete Zuchten weniger mütterlich aus als früher befruchtete desselben Elternpaares. Die Höhe der Zuchtwertsdifferenzen hängt ab erstens von der Zeit zwischen je zwei Befruchtungen, zweitens von der Größe des relativen Altersunterschiedes zwischen Eiern und Spermatozoen.

Der Fall IIb wäre genau das Gegenteil: die väterlichen Gameten sind relativ älter als die mütterlichen. Hier gelten genau die gleichen Überlegungen; die analogen Verhältnisse sind ebenfalls aus der Fig. 4 abzuleiten, wenn man sie, anstatt von links nach rechts, wie vorher, diesmal von rechts nach links liest, d. h. wenn man den Nullpunkt auf der Abzissenachse (d. h. den Zeitpunkt der Reifungsteilungen), anstatt wie bisher links, diesmal rechts von den Kurven angesetzt denkt.

Die Überlegung führt also zu folgenden Feststellungen:

Die Richtigkeit der Theorie vorausgesetzt, die aus den Versuchen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten abgeleitet wurde, sind in den Bohrversuchen folgende Ergebnisse zu erwarten:

1. Wenn spontane Eier und Spermatozoen des Elterpaares relativ gleich alt sind, so muß bei Kongruenz der beiden Vererbungskurven das Zuchtergebnis unveränderlich bleiben, zu welcher Zeit man auch Befruchtungen ausführen mag.

2. Sind aber spontane Eier und Spermatozoen des Elterpaares relativ verschieden alt, so muß das Zuchtergebnis der zweiten Befruchtung anders ausfallen als das der ersten Befruchtung. Die Zuchtwerte aus zweiter und erster Befruchtung differieren um so stärker, je größer der relative Altersunterschied von Eiern und Spermatozoen ist; die Richtung der Verschiebung aber hängt davon ab, welcher Elter die relativ jüngeren Gameten hat. Sind die Spermatozoen relativ jünger als die Eier, so wird die zweite Befruchtung väterlicher ausfallen als die erste: sind umgekehrt die Eier relativ jünger als die Spermatozoen, so liefert die zweite Befruchtung mütterähnlichere Larven als die erste.

Die Tab. 10 (S. 134/135) gibt nun Beispiele für alle aufgezählten Möglichkeiten.

Deutlich unveränderte Zuchtwerte in allen drei in längeren Zeiträumen aufeinander folgenden Befruchtungen wurden im Versuche vom 20. IV. erhalten. Auch in 25. IV. I 3 W hatte die erste Befruchtung das gleiche Ergebnis wie die zweite, nach 18 Tagen ausgeführte. Am 7. III. waren die Zuchtwerte dagegen vielleicht nur deshalb gleich, weil nur drei Tage zwischen erster und zweiter Befruchtung lagen.

Die zweite Befruchtung ergab stärker väterliche Werte als die erste Befruchtung in den Zuchten I 1 und I 2 vom 25. IV.; diese Differenzen sind von einer ganz außerordentlichen Deutlichkeit, entsprechend der relativ langen Zeit zwischen den beiden Befruchtungen (17 Tage). In anderen Versuchen fielen die Differenzen in demselben Sinne aus, waren aber weniger deutlich, vielleicht entsprechend den kürzeren Zwischenzeiten zwischen den aufeinanderfolgenden Befruchtungen.

Die zweite Befruchtung fiel mütterlicher aus als die erste in folgenden Versuchen: 25. III.; die Zuchtdifferenz war gering, das Zeitintervall zwischen erster und zweiter Befruchtung betrug 7 Tage. Der Versuch vom 23. IV. gab deutlich verschiedene Zuchtwerte bei einem

Zeitintervall von 10 Tagen. Ebenso waren in I 2 W am 30. IV. bei 9tägiger Zwischenzeit die Differenzen deutlich.

Eine gesonderte Besprechung erfordert der Versuch vom 25. IV. (vgl. Tab. 10 u. S. 138). Alle drei Zuchtenpaare stammen hier von dem gleichen ♀: die Spermatozoen der drei ♂♂ müssen durchschnittlich verschieden alt gewesen sein, da zwei der ♂♂ (1 u. 2) bei der zweiten Befruchtung stark väterlicher, das dritte (3) dagegen ebenso vererbte wie bei der ersten Befruchtung. Da bei der ersten Befruchtung I 3 väterähnlicher ausgefallen war als I 1 und I 2, so ergibt sich folgende Deutung (vgl. Fig. 5). Die Befruchtung am 25. IV. ist etwa in  $K'$  anzusetzen.  $K'Y - K'X' = YX'$  ist erheblich größer als  $K'Y - K'X'' = YX''$ ; aus diesem Grunde sind die Zuchten I 1 und I 2

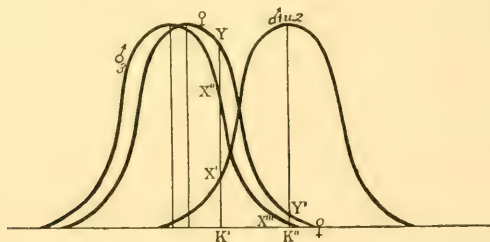


Fig. 5. Graphische Darstellung zur Erklärung des Versuches vom 25. IV.  
Buchstabenerklärung im Texte.

stärker mütterlich als die Zucht I 3. Die zweiten Befruchtungen mögen etwa bei  $K''$  stattgefunden haben. Es leuchtet ein, warum die Zuchten I 1 und I 2 plötzlich extrem väterlich ausfallen; die mütterliche Ordinate  $K''Y''$  verschwindet eben völlig gegenüber dem väterlichen Maximalwerte in  $K''$ . Andererseits ist die Differenz  $K'Y - K'X'' = YX''$  kaum größer als die Differenz  $K''Y'' - K''X''' = Y''X'''$ , da die beiden Kurvenäste nahezu parallel laufen. Dementsprechend werden in I 3 die Zuchtwerte nicht verschoben.

Der Versuch erklärt sich also durch die Annahme, daß das ♂<sub>3</sub> etwa um eine halbe Periode ältere Gameten gehabt hat, als die beiden ♂<sub>1</sub> und 2.

Endlich schließen sich noch die beiden Versuche vom 20. XI. und 30. IV. an, in denen beiden nur die ♂♂ die Operation überlebten und mehrmals nacheinander zur Befruchtung verschiedener ♀♀ verwendet

wurden. Der auf S. 136 137 besprochene Versuch vom 20. XI. und 17. XII. verlangt die Erklärung, daß die Vererbungskraft des  $\sigma_2$  vom 20. XI. im Laufe eines Monats eine Schwächung erfahren habe, die zwar nicht sehr bedeutend, aber doch unverkennbar ist. Der Annahme, das  $\sigma_2$  habe am 20. XI. nahezu optimal reife Spermatozoen besessen, die im Laufe des Dezembers infolge zunehmenden Alters an vererbender Kraft eingebüßt haben, steht nichts im Wege. Aus der relativ geringen Größe der Differenz der beiden Zuchterfolge ließe sich vielleicht schließen, daß im Winter, bei niedrigerer Temperatur, die Reifegrade sich langsamer ändern als etwa im April oder Mai, mit anderen Worten, daß die Kurve in längeren Zeiträumen durchlaufen wird, d. h. daß die Vererbungsperiode sich verlängert.

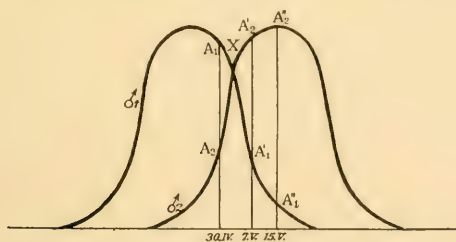


Fig. 6. Graphische Darstellung zur Erklärung der Versuchsreihe vom 30. IV., 7. V. und 15. V. Buchstabenerklärung im Texte.

Der Versuch vom 30. IV., 7. V., 15. V. (vgl. S. 139) erforderte, daß das  $\sigma_2$  hinsichtlich der Ansätze zur Gitterbildung bei der ersten Befruchtung schwächer, bei der zweiten stärker, bei der dritten Befruchtung aber noch stärker die väterlichen Tendenzen durchsetzte als das  $\sigma_1$ . Die Anzahl der Analarmstützen aber gestaltete das  $\sigma_2$  von vornherein in sämtlichen drei Befruchtungen väterlicher als das  $\sigma_1$ . Es liegt nahe, diese leise Unstimmigkeit zwischen den verschiedenen Merkmalen in folgender Weise zu erklären. Die nebenstehenden Kurven (Fig. 6) sollen diejenigen Kräfte der männlichen Gameten darstellen, mit welchen sie die Ansätze zur Gitterbildung unterdrücken. Hat das  $\sigma_2$  in der angegebenen Weise jüngere Gameten als das  $\sigma_1$ , so ist am 30. IV. die Ordinate  $A_2$  kleiner als die Ordinate  $A_1$ , d. h. das  $\sigma_2$  vererbt schwächer väterlich, d. h. läßt ausgiebigere Gitterbildung zu, als das  $\sigma_1$ . Am 7. V. aber ist  $A'_2$  größer, und am 15. V. ist  $A''_2$  noch

größer als  $A_1'$  bzw.  $A_1''$ , d. h. das  $\sigma_2$  vererbt jetzt stärker väterlich, läßt weniger Gitterbildung zu, als das  $\sigma_1$ . Um aber die Vererbungsverhältnisse der Analwurzeln zu verstehen, müßte man die Kurve des  $\sigma_1$  sich so weit nach links verschoben denken, daß der Schnittpunkt X mit der Kurve des  $\sigma_2$  links von den Ordinaten des 30. IV. zu liegen käme. Ähnliche Annahmen wären überall da zu machen, wo die Analarmwurzeln und Ansätze zur Gitterbildung nicht streng korrelativ vererbt werden. Sie besagen nichts anderes, als daß unter Umständen ein bestimmtes Alter des Gameten für die Vererbung eines Merkmales optimal, für die Vererbung eines anderen Merkmales aber über- oder unteroptimal sein kann, mit anderen Worten, daß man streng genommen für jedes Merkmal eine besondere Vererbungskurve annehmen muß. Da die Korrelation<sup>1)</sup> (vgl. S. 121 u. 139) nun im allgemeinen ziemlich gut ist, so müssen die einzelnen Vererbungskurven eines Gameten im allgemeinen sich entweder decken, oder doch wenigstens in sehr geringem Abstände voneinander nahezu parallel laufen. Nur in seltenen Fällen wird der Abstand zwischen den Kurven verschiedener Merkmale um so viel größer sein als gewöhnlich, daß daraus nicht korrelative Verschiebungen der Zuchtwerte folgen müssen.

So sind auch die Bohrversuche der gleichen Deutung zugänglich wie die Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten. Kein einziger der Versuche widersprach der Vorstellung, daß die Vererbungskraft des Gameten bei zunehmendem Alter einer einmaligen periodischen Schwankung unterworfen sei, d. h. daß seine vererbende Kraft bei zunehmendem Alter allmählich bis zu einem Maximalwert anwachse, um dann ebenso allmählich wieder auf das Minimum hinabzusinken. Auch die oben entwickelten Vorstellungen über das antagonistische Zusammenwirken der männlichen und der weiblichen Gameten wurde in sämtlichen Versuchen bestätigt.

Damit sind die Aussichten für die Richtigkeit der entwickelten Auffassung sicher nicht unbeträchtlich gestiegen. Auch die Bohrversuche sind freilich nicht sehr zahlreich. Immerhin aber erscheint ihre Anzahl so groß, daß auch Fälle hätten auftreten müssen, die sich nicht durch die gegebene Theorie erklären ließen. Und solche Fälle sind sehr wohl denkbar. Hätte z. B. im Versuch vom 30. IV., 7. V., 15. V. ein  $\sigma$

<sup>1)</sup> Bei den Versuchen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten bestand Korrelation zwischen beiden Merkmalen in 13 bis 15 von 18 Fällen, bei den Bohrversuchen in 9 von 11 Fällen.



zuerst väterlicher, dann mütterlicher, dann wieder väterlicher vererbt als das andere, oder hätte im Versuch vom 25. IV. ein ♂ bei der zweiten Befruchtung mütterlicher, ein anderes aber väterlicher vererbt, so wäre man mit der angenommenen einfachen Form der Abhängigkeit zwischen Alter und Vererbungskraft der Gameten nicht ausgekommen. Da derartige Fälle aber tatsächlich nie eingetreten sind, so erscheint die Richtigkeit der gegebenen Auffassung zum mindesten wahrscheinlich.

Die Tatsache der Abhängigkeit der vererbenden Kraft eines Gameten von seinem Alter ist jedenfalls sicher bewiesen und wird durch die Bohrversuche noch eindringlicher belegt als durch die Versuche mit frühen und späten Gameten, bei welchen die Altersunterschiede der Gameten nur erschlossen wurden, während sie im Bohrversuch der direkten Beobachtung zugänglich sind. Nur über die Form der Abhängigkeit könnte noch gestritten werden: solange aber nicht neue Experimente gemacht werden, die zu anderen Ergebnissen führen, liegt kein Grund vor, von der angegebenen Vorstellung der eingipfeligen Kurve, der Kongruenz der väterlichen und der mütterlichen Kurve und dem Verhältnis der väterlichen und mütterlichen Vererbungsstärken als des ausschlaggebenden Faktors abzuweichen.

Bisher habe ich mich im allgemeinen an die unter allen Umständen als streng isogen (vgl. S. 188) anzusehenden Mittelwerte der einzelnen Zuchten gehalten und aus ihnen den Nachweis führen können, daß die Höhe eines Zuchtwertes, d. h. eines Mittelwertes der Merkmale zahlreicher Larven, eine Funktion des Verhältnisses des mittleren Alters einerseits der Eier, andererseits der Spermatozoen ist. Es wäre nun unnatürlich, bei den Mittelwerten stehen zu bleiben und die Betrachtung der einzelnen Larven einer und derselben Zucht zu unterlassen. Aus dem Vergleich der Zuchtmittelwerte folgte mit Notwendigkeit, daß zwei Zuchten dann verschiedene Mittelwerte haben, wenn das mittlere Altersverhältnis der Eier und Spermatozoen in der einen Zucht ein anderes war als in der anderen. Nun sind aber auch die Gameten einer einzigen Zucht untereinander verschieden alt. Sogar unter den spontanen Gameten eines ♀ findet man gelegentlich Oozyten, die also sicherlich jünger sind als die gereiften Eier. Bekanntlich stehen niemals sämtliche Eier einer Gonade gleichzeitig im Stadium der Reifungsteilungen; vielmehr besagt die große Seltenheit, mit der Richtungsspindeln auf Schnitten durch das Seeigelovar gefunden



werden, daß die einzelnen Oozyten zu denkbar verschiedenen Zeiten in die Reifungsteilungen eintreten. Auch andere morphologische Kennzeichen, die im folgenden Kapitel besprochen werden, deuten durch ihre fluktuierende Variabilität auf das denkbar verschiedene Alter der Gameten in jeder beliebigen Gonadenregion hin. Wenn also kaum zwei dicht nebeneinander liegende Gameten derselben Gonade genau gleich alt sind, und wenn andererseits nachgewiesenermaßen die vererbende Kraft mit dem Alter der Gameten, vom Augenblick der vollendeten Reifungsteilungen an bis zur Befruchtung gerechnet, variiert, so ist damit die Erklärung der gleichelterigen Variabilität gegeben:

Gleichelterige Variabilität wird dadurch hervorgerufen, daß im Augenblicke der Befruchtung die Gameten verschieden alt sind, wobei unter Alter die Zeit verstanden wird, die nach Ablauf der Reifungsteilungen bis zur Befruchtung verflossen ist.

Somit ist eine erste positive Antwort auf die Frage nach den Ursachen der gleichelterigen Variabilität gegeben. Auf S. 184 war die Erörterung bis zu der Frage gelangt, ob die Ursachen der gleichelterigen Variabilität vor, in oder nach den Reifungsteilungen wirksam seien. Wie sich auf S. 186 ergeben hatte, ist die Möglichkeit zwar nicht gerade wahrscheinlich, aber doch vorläufig nicht mit Sicherheit abzulehnen, daß die gleichelterigen Varianten Kombinationen seien. Jetzt haben wir eine andere, als sicher im weitesten Umfange wirksam nachgewiesene Ursache der gleichelterigen Variabilität kennen gelernt, nämlich das Altersverhältnis von Ei und Spermatozoon zur Zeit der Befruchtung. Natürlich ist damit nicht gesagt, daß daneben auch verschiedene Kombinationen mit im Spiele seien, welche die allein von den Schwankungen der Durchschlagskraft verursachte gleichelterige Variabilität noch erhöhen. — Sicher also wirken gewisse Ursachen der gleichelterigen Variabilität, nämlich die chemisch-physikalischen Grundlagen der Schwankungen der vererbenden Kraft, **nach** den Reifungsteilungen: denn das Alter der Gameten, von dem ja die vererbende Kraft direkt abhängig ist, wird vom Ablauf der Reifungsteilungen ab gerechnet. Vielleicht kommt als weitere Ursache noch dazu eine verschiedene Verteilung der Erbfaktoren **in** den Reifungsteilungen, was aber nur durch die Untersuchung weiterer Generationen erwiesen werden könnte.

So bleibt als letzte Frage die übrig, ob auch vor den Reifungsteilungen die Gameten in der Weise verschieden seien, daß daraus eine gleichelterige Variabilität entstehen könnte. Wie schon erwähnt, nahmen

Shearer, de Morgan und Fuchs Milieueinflüsse an, die, ähnlich wie in Towers *Leptinotarsa*-Experimenten, die im Elterntier eingeschlossenen Gametozyten während ihrer „sensiblen Periode“ in der Weise beeinflussen, daß dadurch die Vererbungspotenzen von Grund aus verändert würden. Bei der Erklärung der gleichelterigen Variabilität kann dies Prinzip, rein theoretisch genommen, auch in Betracht kommen. Falls ein Milieufaktor die Geschlechtszellen im Elterntiere trifft, so könnten sämtliche Gametozyten, die sich gerade in der sensiblen Periode befinden, in irgend einer Richtung beeinflusst werden: die übrigen Geschlechtszellen aber, die das kritische Stadium noch nicht erreicht oder bereits überschritten haben, würden unverändert bleiben.

Da nun, mangels geeigneter Versuche, eine sichere Entscheidung über die Annahme einer sensiblen Periode in der Geschlechtszellenentwicklung der Seeigel sich nicht treffen läßt, muß man vorläufig immerhin mit der Möglichkeit dieser Annahme rechnen. So entsteht die Frage, ob das Bestehen einer sensiblen Periode allein hinreicht, um meine Versuchsergebnisse restlos zu erklären. Sollte das der Fall sein, so müßte einstweilen die Möglichkeit eingeräumt werden, daß meine oben gegebene Erklärung der gleichelterigen Variabilität, als durch Valenzschwankungen verursacht, falsch sei; man müßte weitere Versuche anstellen, um zu entscheiden, ob die Ursachen der gleichelterigen Variabilität entweder ausschließlich vor den Reifungsteilungen wirksam werden, wie Shearer, de Morgan und Fuchs es annahmen, oder aber ausschließlich nach den Reifungsteilungen, wie ich es ausgeführt habe, oder endlich ob beide Auffassungen nebeneinander zu Recht bestehen.

Soweit ich sehe, müssen nun schon meine Versuchsergebnisse mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten unverständlich bleiben, wenn man allein die Einwirkung äußerer Faktoren auf die Gametozyten als einziges Erklärungsprinzip zuläßt. Am Ausführgang der Gonade sind bei sämtlichen Tieren stets weniger Gametozyten vorhanden, als in den blinden Endschläuchen der Gonade. Der induzierende äußere Faktor verändert also bei sämtlichen betroffenen Tieren mehr zurückgehaltene Gameten als spontane. Falls er nun die vererbende Kraft der Gametozyten erhöht, so müssen die zurückgehaltenen Gameten des betroffenen Tieres die Artmerkmale stärker vererben, als seine spontanen Gameten es tun. Wenn nun aber bei einem anderen Tiere umgekehrt die spontanen Gameten die Artmerkmale stärker vererben, als die zurückgehaltenen Gameten es tun, so läßt sich dieses Verhalten höchstens durch die An-

nahme eines zweiten induzierenden Faktors verstehen, welcher umgekehrt die Vererbungskraft der betroffenen Gametozyten verringert. Die Seeigel, deren spontane Gameten die stärkeren Vererbungskräfte entfalteten, mußten also von anderen Milieufaktoren beeinflußt worden sein als die Tiere, deren zurückgehaltene Gameten sich kräftiger durchsetzten. — Diese Annahme aber läßt sich nicht aufrecht erhalten. So wurden beispielsweise die beiden *Strongylocentrotus*- $\sigma^7$ , von denen das eine in dem Versuche vom 23. II., das andere in dem Versuche vom 26. II. verwendet wurde (Tab. 8a. S. 119) am gleichen Tage in Trentaremi gefangen, hatten also zweifellos die gleiche Vorgeschichte, und doch waren im Versuche vom 23. II. die zurückgehaltenen, im Versuche vom 26. II. aber die spontanen Spermatozoen die stärkeren. — Auf ganz ähnliche, aber z. T. noch erheblichere Schwierigkeiten stößt der Versuch, die Bohrversuche samt und sonders allein durch Induktion der Gametozyten seitens äußerer Faktoren erklären zu wollen.

So führt also auch die apagogische Betrachtung zu dem Schluß, daß die oben ausführlich begründete Annahme von Valenzschwankungen, d. h. von Faktoren, die nach den Reifungsteilungen wirksam werden, sich auf keinem Wege umgehen läßt.

Das über die gleichelterige Variabilität Gesagte läßt sich in folgender Weise zusammenfassen:

Die Ursachen der gleichelterigen Variabilität liegen ausschließlich in den Geschlechtszellen selbst und sind dort, möglicherweise und sicher nur zum Teil, während der Reifungsteilungen und vor den Reifungsteilungen, sicherlich aber, und zwar vielleicht ausschließlich, nach den Reifungsteilungen wirksam. Ob einzelne Varianten anisogenen Ursprungs, d. h. Kombinationen im Sinne Baur's seien, bleibt unentschieden. Ebenso wenig wurde die Frage experimentell geprüft, ob die Geschlechtszellen im Elterntier vor den Reifungsteilungen durch äußere Faktoren derart beeinflußt werden könnten, daß — unter der Voraussetzung einer sensiblen Periode im Sinne Towers — die Gameten verschiedene Vererbungstendenzen gewinnen. Dagegen wurde als sicher eine Abhängigkeit der vererbenden Kraft eines Gameten von seinem Alter nachgewiesen. Die gleichelterige Variabilität kommt demnach, entweder nur zum Teil oder aber ausschließlich, sicher dadurch zustande, daß die Gameten zur Zeit der Befruchtung verschieden alt sind. Die Ausbildung der einzelnen Variante ist dabei eine

Funktion des Verhältnisses der Vererbungskräfte von Ei und Spermatozoon, indirekt also eine Funktion ihres Altersverhältnisses.

Ich wende mich hierauf zur Erklärung der ungleichelterigen Variabilität. Nachdem ich auf S. 147—161 (Tabelle 12, 13) das Fehlen eines Saisondimorphismus in meinen Versuchen nachgewiesen und auch versucht habe, diesen Widerspruch zu den Angaben der älteren Autoren dadurch zu erklären, daß bei jenen z. T. auch kranke oder unausgewachsene, bei mir aber nur gleich gesunde und ausgewachsene Larven berücksichtigt wurden, beschränkt sich das Problem auf die Frage nach den Ursachen der Individualpotenz: Warum unterscheiden sich die Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare, auch wenn die Larven unter gleichen äußeren Bedingungen gehalten werden, so außerordentlich stark in der Vererbungsrichtung?

Bevor ich in die Erörterung dieser Hauptfrage selbst eintrete, will ich wegen der Einschränkung, die Larven müßten in gleichem Milieu aufwachsen, nochmals darauf hinweisen, daß dabei nur an die Temperatur zu denken ist. Alle übrigen chemisch-physikalischen Eigenschaften des Seewassers, die in der Natur und in meinen Versuchen von Fall zu Fall verschieden sein konnten, sind nachgewiesenermaßen nicht imstande, die Zuchtmittelwerte zu verschieben. Allein die Temperatur verschob sie, aber auch sie nur bei der Hälfte der Nachkommenschaften, und zwar verschob die gleiche Temperatur sie ebenso häufig nach der väterlichen wie nach der mütterlichen Seite. Mit den Einwirkungen der chemisch-physikalischen Faktoren des Seewassers auf die Gameten vor und während der Befruchtung, aber nach ihrer Ablage, verhält es sich genau so.

Nun tritt die ungleichelterige Variabilität erwiesenermaßen als Individualpotenz auch in gleichtemperiertem Seewasser auf. Somit können die Milieufaktoren im Seewasser, soweit sie außerhalb des Seeigels auf Gameten oder Larven einwirken, unmöglich die Individualpotenz erklären.

Somit sind auch die Ursachen der ungleichelterigen Variabilität im Seeigel selbst zu suchen. Die Überlegungen auf S. 183, die gegen eine Lokalisation der wirksamen Faktoren außerhalb der Gonade sprechen, brauche ich hier wohl nicht nochmals zu wiederholen. Dagegen könnten hier Faktoren, die innerhalb der Gonade die einzelnen Gameten beeinflussen, eine Rolle spielen: ich meine dabei die Ernäh-

rungsverhältnisse, unter denen die einzelnen Gameten in der Gonade stehen. Vom Ernährungszustande des Gameten hängt erstens der Gesundheitszustand, zweitens die Wachstumsintensität der Larve ab. Die letztere Aussage wird wohl niemand bestreiten. Wer aber hinsichtlich des Gesundheitszustandes mit vollem Rechte in erster Linie an den Einfluß abnormer Chromosomenverteilungen (Polyspermie), an Schwächung einzelner Chromosomen u. dergl. denkt (Boveri, Zellenstudien VI, S. 4 bis 10, Baltzer u. a.), der sei daran erinnert, daß die Ursachen dieser Verschiedenheiten des chromosomalen Verhaltens, besonders auch die Neigung zur Polyspermie, im Chemismus des Plasmas begründet sein müssen, welcher natürlich vom Grade der Ernährung der Geschlechtszellen zwar nicht ausschließlich, aber doch zum Teil mit bedingt ist. Tatsächlich weisen ja auch die großen Unterschiede in der Zellzusammensetzung der Gonade bei verschiedenen Individuen (vgl. folgendes Kapitel) darauf hin, daß die Ernährungsverhältnisse der Gameten nicht in allen Gonaden die gleichen sein können. Wie nun schon auf S. 50 ausgeführt wurde und seither mehrfach erwähnt werden mußte, ist gleicher Gesundheitszustand und ungefähr gleiche mittlere Größe der Larven in Vergleichszuchten eine unerläßliche Vorbedingung, um die Vererbungsrichtungen der Larven exakt vergleichen zu können. Somit liefert der Vergleich von Nachkommenschaften verschiedener Elternpaare, die ihre Gameten in den Gonaden nicht gleich gut ernährten, komplexe Befunde: eine Verschiedenheit der Vererbungsrichtung kann vorhanden sein, sie kann aber auch durch den verschiedenen Gesundheitszustand der Larven nur vorgetauscht werden. Bei der gleichelterigen Variabilität gelang es nun ohne weiteres, diese Fehlerquelle auszuschalten, nicht in gleichem Maße dagegen beim Vergleich verschiedener Nachkommenschaften. Hier sind besonders die Längen der Analarme viel stärker variabel als bei Geschwisterlarven; und auch bei Ausschaltung aller Larven mit nicht-untersuchbaren Analarmen (kürzer als acht Teilstriche) bleiben Unterschiede bestehen; diese aber wurden nicht ausgeschaltet.

Demnach kann möglicherweise der verschiedene Ernährungs- zustand der Gameten in der Gonade die Angaben über verschiedene Vererbungsrichtung bei Nachkommenschaften verschiedener Elternpaare verfälscht haben. Über die Wahrscheinlichkeit einer solchen Verfälschung gibt im einzelnen Falle das Längenverhältnis der Analarme von Vergleichszuchten, sowie die Häufigkeit nicht untersuchbarer Larven eine Auskunft. Dabei bleiben jedoch auch zahlreiche Fälle bestehen, die als unverfälscht anzusehen sind, nämlich die, in welchen alle verglichenen



Nachkommenschaften gleich gesund und nahezu gleich gut ausgewachsen waren. Diese sollen allein im folgenden berücksichtigt werden.

Alle Fälle also, in denen verschiedene Nachkommenschaften bei gleicher Gesundheit dennoch verschiedene Vererbungsrichtung zeigten, sind nur erklärbar durch Ursachen, die in den Geschlechtszellen selbst liegen. Die entscheidenden Verschiedenheiten der Gameten aber können wiederum entweder während, oder nach, oder vor den Reifungsteilungen entstanden sein.

Die Annahme einer Anisogenie der Eltertiere kommt bei der Erklärung der ungleichelterigen Variabilität als neuer, bisher noch nicht berücksichtigter Faktor in Frage. Die Eltertiere können, wie es Baur bei *Antirrhinum molle* anzunehmen Grund hatte (vgl. S. 185/186), verschiedene Erbformeln haben, und es können gerade solche Faktoren bei dem einen Tiere vorhanden sein, bei einem anderen fehlen, die bei der Bestimmung der Vererbungsrichtung entscheidend sind. Demnach müßten bei einem Eltertiere während der Reifungsteilungen andere Gametensorten entstehen als bei einem anderen Tier, oder es entstünden bei beiden Tieren zwar dieselben Sorten von Gameten, aber in verschiedenem Prozentsatze. In beiden Fällen träten demnach in  $F_1$  mehrere Kombinationen, Larven verschiedener Erbformel auf, die in der einen Nachkommenschaft andere Mittelwerte ergäben als in der anderen. Auf diese Weise wäre die Individualpotenz der einzelnen Tiere durch die Verschiedenheit ihrer Erbformeln erklärbar. Ob diese Auffassung aber das Richtige trifft, ist durch meine Versuche, wie bei der gleichelterigen Variabilität auch, nicht zu entscheiden, da nur  $F_1$  bekannt ist.

Da die Möglichkeit der Aufzucht von  $F_2$  bei meinem Objekte aber wohl noch in weiter Ferne liegt, so möge mir die folgende vorläufige Überlegung gestattet sein: Die gleichelterigen Zuchten aus spontanen und zurückgehaltenen Gameten oder aus der ersten und der zweiten Befruchtung bei den Bohrversuchen sind, im Vergleich untereinander, sicherlich isogen (vgl. S. 188). Demnach beruhen die Differenzen der Mittelwerte von Geschwisterzuchten einzig und allein auf dem verschiedenen durchschnittlichen Alter der verwendeten Gameten. Wie ich nun im folgenden Absatze (S. 215) zeigen werde, spielen Altersdifferenzen bei der ungleichelterigen Variabilität die gleiche Rolle wie bei der gleichelterigen. Wenn also beim Vergleich von Mittelwerten ungleichelteriger Zuchten außer den Faktoren, die bei gleichelteriger Variabilität allein in Betracht kommen (Gametenalter), noch ein weiterer Faktor (Anisogenität



der verschiedenen Eltertiere) hinzutritt, so müssen die Mittelwerte ungleichelteriger Zuchten stärker differieren als die Mittelwerte gleichelteriger Zuchten. Tatsächlich aber ist die Größenordnung der Unterschiede in beiden Fällen die gleiche, wie folgende Zusammenstellung zeigen mag:

Die größten überhaupt beobachteten Differenzen, die ich hier allein anführen will, verteilen sich in gleicher Weise auf die Geschwisterversuche, wie auch auf die mit verschiedenen Elterpaaren. So unterschied sich der Wert  $\Sigma M$ , d. h. die Prozentzahl aller Ansätze zur Gitterbildung, bei Nachkommen verschiedener Elterpaare am 3. XII. um das Zehnfache ( $I_1 = 5,11$ ,  $I_2 = 0,58$ ), am 20. XI. um das Sechsfache ( $II_1 = 3,38$ ,  $I_2 = 0,62$ ); andererseits unterschied sich  $\Sigma M$  bei Geschwisterzuchten mit verschieden alten Gameten am 16. IV. ebenfalls um das Zehnfache ( $W \text{ ♀ } sp \text{ ♂ } sp = 3,67$ ,  $W \text{ ♀ } b \text{ ♂ } b = 0,39$ ; ebenso  $K \text{ ♀ } sp \text{ ♂ } sp = 2,89$ ,  $K \text{ ♀ } b \text{ ♂ } b = 0,33$ ), am 17. IV. um das Sechs- bis Siebenfache ( $W \text{ ♀ } sp \text{ ♂ } sp = 1,83$ ,  $W \text{ ♀ } b \text{ ♂ } b = 0,33$ ; ebenso  $K \text{ ♀ } sp \text{ ♂ } sp = 1,98$ ,  $K \text{ ♀ } b \text{ ♂ } b = 0,30$ ); bei den Bohrversuchen fand sich die größte Differenz von  $\Sigma M$  zwischen den Geschwisterzuchten erster und zweiter Befruchtung am 25. IV. ( $I_1$  K erste Befruchtung = 2,38, zweite Befruchtung nach 17 Tagen, = 0,10; doch ist dieser Wert vielleicht ein wenig zu niedrig, da die zweite Zucht kürzere Analarme (9,3) hatte als die erste (12,4), die Differenz beträgt also das Zwanzigfache des kleineren Wertes oder vielleicht etwas weniger). Die dann der Größe nach folgenden Differenzen sind vier- oder dreimal größer als der kleinere Wert. Und auch wenn man die kleineren Unterschiede heranzieht, so findet man, wie gesagt, die gleichen Größenwerte (das Vier-, Drei-, Zweifache usw. des kleineren Wertes) nahezu ebenso häufig beim Vergleich der gleichzeitig aufgezogenen Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare, wie bei Geschwisterzuchten aus verschieden alten Gameten.

Wenn die Differenzen der Geschwisterzuchten also sicherlich nur auf dem verschiedenen Alter der Gameten beruhten, nicht aber auf Anisogenität, wenn ferner aber die Größenordnung der Differenzen bei ihnen die gleiche ist wie bei Nachkommenschaften von verschiedenen Elterpaaren, so ist es schwer, sich vorzustellen, daß bei der ungleichelterigen Variabilität noch Anisogenität als weiterer Faktor im Spiele sei: denn die Altersunterschiede der Gameten müssen bei den Nachkommenschaften verschiedener Elterpaare jedenfalls die gleiche Rolle spielen wie in den soeben besprochenen Geschwisterzuchten, wie jetzt

dargelegt werden soll. Ich komme damit zu den nach den Reifungsteilungen wirksamen Faktoren.

Wenn, wie die Bohrversuche lehren, ein Tier heute anders vererbt als 14 Tage später, wobei die beide Male verwendeten spontanen Gameten sich in beiden Befruchtungen nur durch die durchschnittliche Altersdifferenz von 14 Tagen unterscheiden, so liegt der Analogieschluß nahe, es möchten verschiedene Eltertiere, die am gleichen Tage aufgeschnitten werden, deshalb verschieden vererben, weil ihre Gameten zur Zeit der Befruchtung im Mittel verschieden alt waren.

Diese Annahme habe ich denn auch bei der Erklärung sämtlicher Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten bereits gemacht. Wenn die spontanen Spermatozoen eines ♂ die Artmerkmale stärker vererbten als die zurückgehaltenen Spermien, so schloß ich beispielsweise, bei diesem ♂ seien die spontanen Spermatozoen etwa optimal alt, die zurückgehaltenen aber noch zu jung, um optimal zu vererben. Wenn aber am gleichen Tage bei einem anderen ♂ umgekehrt die zurückgehaltenen Spermatozoen stärker vererbten als die spontanen, so nahm ich für die zurückgehaltenen optimaleres Alter an als für die überalten spontanen Spermien. Genau so schloß ich bei den Bohrversuchen. Als besonders lehrreiche Beispiele bieten sich hier die Versuche vom 25. IV. (auf S. 204 erklärt) und vom 30. IV., 7. V., 15. V. (auf S. 205/206 erklärt) dar. Da ohne derartige Annahmen sämtliche Versuche über die Ursachen der gleichelterigen Variabilität vollkommen unverständlich blieben, sich aber mit diesen, auf Grund der bewiesenen Tatsache einer vom Alter des Gameten abhängigen Vererbungskraft, restlos verstehen lassen, so stehe ich nicht an, den folgenden Satz als gut gestützt anzusehen:

Verschiedene Individualpotenz mehrerer Eltertiere kommt dadurch zustande, daß die Gameten der einzelnen Tiere im Durchschnitt verschieden alt sind. Auch die ungleichelterige Variabilität beruht demnach mindestens teilweise auf Faktoren, die in den Gameten nach Ablauf der Reifungsteilungen verschieden sind.

So bleibt endlich auch hier als letzte Frage noch die zu untersuchen, ob schon die Gametozyten verschiedener Tiere, vor den Reifungsteilungen, derartig verschieden sind, daß daraus verschiedene Individualpotenzen der Eltertiere entstehen müssen.

Indem ich auf die parallelen Ausführungen auf S. 208—210 verweise, wo die Möglichkeit von Bewirkungen äußerer Faktoren auf die Gametozyten in ihrer etwa vorhandenen sensiblen Periode zugegeben, aber nicht

wahrscheinlich gemacht wurde, möchte ich hier drei Möglichkeiten unterscheiden. Erstens könnte der gleiche äußere Faktor auf zwei verschiedene Tiere einwirken, bei denen ein verschiedener Prozentsatz der Geschlechtszellen gerade in der kritischen Periode steht. Zweitens könnten verschiedene äußere Faktoren auf verschiedene Tiere einwirken, bei denen der gleiche Prozentsatz von Geschlechtszellen gerade beeinflußbar ist, drittens auf verschiedene Tiere, die gerade verschiedene Prozentsätze von Geschlechtszellen in der sensiblen Periode besitzen. In allen drei Fällen müßten die betreffenden Tiere verschiedene Individualpotenzen erwerben. Auch hier ist es aber vorläufig vollkommen unnütz, diese Möglichkeiten zu erörtern, da keinerlei beweisende Versuche darüber angestellt wurden, ob äußere Faktoren im angegebenen Sinne wirken, und ob überhaupt eine sensible Periode bei den Geschlechtszellen von Echiniden besteht. Sollte es sich in späteren Versuchen herausstellen, daß, hinsichtlich solcher Wirkungen, wie sie in der Natur auf die Seeigel treffen können — wohl in erster Linie extreme Temperaturen —, eine derartige sensible Periode nicht besteht, so daß derselbe Faktor höchstens alle Geschlechtszellen einer Spezies in der gleichen Weise umstimmt, nicht aber nur einzelne unter ihnen, so könnten nur dann die Individualpotenzen verschiedener Tiere durch äußere Faktoren verschoben werden, wenn die betreffenden Tiere von verschiedenen Fundorten stammten, wo sie also unter verschiedenen Bedingungen stehen konnten. Falls also eine sensible Periode nicht bestehen sollte, würden die Versuche meiner Tabelle 11 (S. 144) und die auf S. 143/144 wiedergegebenen Tatsachen gegen die Möglichkeit solcher Beeinflussungen sprechen. — Mit dem bei der großen Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse nötigen Vorbehalte möchte ich das Gesagte so formulieren: Die Wirksamkeit äußerer Faktoren auf die im Seeigel befindlichen Geschlechtszellen kann in dem Falle, daß eine zeitlich begrenzte Periode der Umstimmbarkeit der Geschlechtszellen nicht besteht, zur Erklärung der Individualpotenz kaum herangezogen werden. Sollte aber eine sensible Periode im Sinne Towers nachgewiesen werden, so können äußere Faktoren, welche auf die im Eltertier eingeschlossenen Gameten einwirken, bei der Entstehung verschiedener Individualpotenzen möglicherweise beteiligt sein.

Es läßt sich nach den vorausgegangenen Erörterungen über das Wesen der ungleicherterigen Variabilität (d. h. der Erscheinung der Individualpotenz einzelner Eltertiere) folgendes aussagen:

Anisogenie der Eltertiere spielt bei dem Zustandekommen verschiedener Individualpotenzen vermutlich keine oder nur eine untergeordnete Rolle. Daß Bewirkungen von Milieufaktoren auf die Geschlechtszellen im Seeigel beim Entstehen verschiedener Individualpotenzen mit beteiligt seien, könnte nur dann wahrscheinlich gemacht werden, wenn die Existenz einer sensiblen Periode nachgewiesen würde, in der die Geschlechtszellen umstimmbare sind. Sicherlich aber entstehen verschiedene Individualpotenzen dadurch, daß bei verschiedenen Tieren die Gameten zur Zeit der Befruchtung verschieden alt sind.

Die kritische Betrachtung der Versuchsergebnisse hat demnach zu dem Ergebnis geführt, daß die Ursachen der gleichelterigen und der ungleichelterigen Variabilität, soweit sie sich mit Sicherheit ermitteln ließen, im wesentlichen die gleichen sind:

Jeder Gamet macht in der Gonade bei zunehmendem Alter, d. h. in der Zeit von den Reifungsteilungen bis zur Degeneration — sofern der Prozeß nicht vorher durch die Ablage unterbrochen wird — eine periodische Schwankung seiner vererbenden Kraft durch, und zwar vermutlich nur eine einmalige: Die vererbende Kraft steigt allmählich von geringen Ausgangswerten bis zu einem Maximalwert an, um dann allmählich wieder auf geringe Werte abzusinken. Die Vererbungsrichtung der Zygote ist nun die Resultante der beiden antagonistisch wirkenden Vererbungskräfte des Eies und des Spermatozoons. Die gleichelterige Variabilität kommt dadurch zustande, daß die einzelnen Gameten des Vaters wie auch der Mutter im Augenblick der Befruchtung verschieden alt sind; ebenso erklärt sich die ungleichelterige Variabilität (Individualpotenz) dadurch, daß die Gameten des einen Elterpaares im Mittel ein anderes Altersverhältnis haben als die Gameten des anderen Elterpaares. — Vielleicht bestehen neben den Altersunterschieden der Gameten noch andere Ursachen der Variabilität. So könnten außerdem erstens noch Verschiedenheiten im Erbfaktorenbestande von Geschwistergameten, zweitens Bewirkungen äußerer Faktoren auf die noch in den Eltertieren eingeschlossenen Geschlechtszellen in Betracht kommen; die letzteren würden freilich wahrscheinlich nur dann Variabilität verursachen können, wenn sich das Bestehen

einer zeitlich begrenzten Periode genotypischer Umstimmbarkeit im Entwicklungsgange der Gameten nachweisen ließe, ähnlich wie es in Towers *Leptinotarsa*-Experimenten der Fall war. Meine Versuche reichen zur Entscheidung über diese zwei Möglichkeiten nicht aus.

In der vorliegenden Form ist der Hauptpunkt der Erklärung der Variabilität eigentlich nichts als eine Umschreibung der Versuchstat-sachen. Denn der Begriff der „vererbenden Kraft“ oder „Durchschlagskraft“ des Gameten ist bisher noch nicht näher bestimmt worden. Er gibt nichts anderes als die negative Feststellung, daß die Veränderungen, die der Gamet mit zunehmendem Alter in vererbungstheoretischer Hinsicht durchmacht, nicht in einer Veränderung der Erbformel bestehen: denn eine solche findet nur in den Reifungsteilungen statt, die genannten Veränderungen aber laufen nach den Reifungsteilungen am Gameten ab.

Ich habe bisher mit Absicht diese farblosen Ausdrücke gebraucht, solange es sich nur um die einfache Darstellung der Versuchsergebnisse handelte. Jetzt aber will ich versuchen, die beobachteten Tatsachen mit den herrschenden theoretischen Anschauungen über das Wesen der Vererbung in Einklang zu bringen. Das Problem der ganzen Untersuchung hätte auch in folgenden Worten ausgesprochen werden können: Warum sind die  $F_1$ -Individuen multiform intermediär? Bei der Erklärung der intermediären Multiformität bedient sich nun die moderne mendelistische Forschung der Polymeriehypothese, indem sie eine Reihe unabhängig voneinander spaltender Determinantenpaare annimmt, deren Dominanzverhältnis konstant ist. Ich habe diese Erklärungsweise auf S. 184—186 erläutert. Sie war in meinem Falle nicht anwendbar, denn die Unterschiede in der Vererbungsrichtung junger und alter Gameten desselben Tieres können niemals auf diesem Wege verstanden werden: Seine jungen und alten Gameten haben die gleichen Erbfaktorenkomplexe; und doch vererben sie verschieden. So bleibt keine andere Möglichkeit als die, daß das Dominanzverhältnis — auch Potenz- oder Valenz-Verhältnis genannt — der beiden Allelomorphen eines Determinantenpaares schwankt, und zwar mit dem Alter des Gameten schwankt. Kommt ein optimal altes Ei mit einem um einen möglichst großen Zeitbetrag zu jungen oder zu alten Spermatozoon zusammen, so ist die *Sphaerechinus*-Determinante dominant, die *Strongylocentrotus*-Determinante rezessiv; ist umgekehrt das Ei um möglichst viel Zeit zu jung oder zu alt, das Spermatozoon aber optimal alt, so ist die *Strongylocentrotus*-Determinante dominant, die *Sphaerechinus*-Determinante



rezessiv. Zwischen diesen beiden Grenzfällen sind sämtliche Übergänge verwirklicht, da tatsächlich unter den Gameten, wie sie gleichzeitig der Gonade entnommen werden, alle möglichen Altersstufen so vollständig vertreten sind, daß tatsächlich fluktuierend intermediäre, multifforme Larven entstehen müssen. — Soweit ich sehe, reicht es zur Erklärung meiner sämtlichen Versuchsergebnisse vollständig hin, für jedes einzelne Merkmal des Bastardskelettes ein einziges allelomorphes Paar anzunehmen. Aus der, im allgemeinen guten Korrelation in der Vererbungsweise der verschiedenen Merkmale (vgl. S. 121 und 140) wäre zu schließen, daß gewöhnlich die Valenzschwankungen bei sämtlichen allelomorphen Paaren gleichzeitig, synchron vor sich gehen; nur dort, wo die Korrelation gestört war, müßten die Valenzschwankungen der verschiedenen Merkmale determinierenden allelomorphen Paare achron verlaufen; mit anderen Worten, die Valenzkurven müßten um bestimmte zeitliche Beträge gegeneinander verschoben sein, so daß sie jetzt sich überschneiden, anstatt, wie bei guter Korrelation, sich zu decken. — Selbst wenn man endlich für ein einzelnes Merkmal mehrere allelomorphe Paare annimmt, so ist die gegebene Deutung immer noch anwendbar und notwendig, mag nun das Valenzverhältnis aller Paare im gleichen oder verschiedenen Rhythmus, synchron oder achron, schwanken. Das Gesagte deckt sich mit der früheren Formulierung vollkommen, wo es hieß, die Schwankung der „Vererbungskraft“ genüge allein, um alle Versuchsergebnisse zu erklären: die Annahme verschiedener Kombinationen sei zwar nicht abzulehnen, andererseits aber, wenigstens zur Erklärung der heute vorliegenden Versuche, auch nicht notwendig.

Demnach können die bisher benutzten Ausdrücke: „Vererbungskraft“, „Vererbungsstärke“, „Durchschlagskraft“, durchgängig durch den in seiner Bedeutung wohldefinierten Begriff der Valenz ersetzt werden; anstatt Verhältnis der Vererbungsstärken und dergl. ist „Dominanzverhältnis“ oder „Valenzverhältnis“ einzusetzen.

Das Hauptergebnis der vorliegenden Untersuchung ist demnach folgendes:

Multiform intermediäre Vererbung kommt im vorliegenden Falle zustande durch die Abhängigkeit der **Valenz** des Erbfaktorenkomplexes eines Gameten von seinem Alter, das seinerseits bei den einzelnen Gameten im Augenblick der Befruchtung verschieden ist.



Endlich versuche ich noch die Frage zu beantworten, was die Ursachen der Valenzschwankung bei zunehmendem Alter des Gameten sind. Zu diesem Zwecke muß untersucht werden, was sich am Gameten mit zunehmendem Alter verändert.

Zuerst möchte ich die Vorfrage erledigen, was für Ursachen den Eintritt der Reifungsteilungen an der Gametozyte auslösen. Bekanntlich findet man Reifungsteilungen an den verschiedensten Stellen des Seeigelovars, sowohl in Oozyten, die noch unmittelbar dem Keimepithel anhaften, wie auch bei längst abgelösten Zellen, die frei im Lumen der Blindschläuche oder gar des Ausführungsganges liegen: ja, manche Oozyte wird sogar normalerweise auf dem natürlichen Wege ins Seewasser abgelegt, ohne vorher die Reifungsteilungen durchgemacht zu haben. Da hieraus wohl deutlich genug hervorgeht, daß die Verhältnisse außerhalb der Oozyte wenig oder gar keinen Einfluß haben, indem Reifungsteilungen an Stellen der Gonade mit guter oder mit schlechter Ernährung, ja selbst im Seewasser, d. h. bei gänzlich fehlender Ernährung und in einer anderen Flüssigkeit als der in der Gonade enthaltenen, eintreten, so müssen die Faktoren, die das Eintreten der Reifungsteilungen bedingen, in der Gametozyte selbst liegen. Offenbar beginnt die Reifungsteilung, sobald die bekannten Veränderungen der sog. Wachstumsperiode am Chromatin, der Vorgang der Dotterbildung, sowie alle sonstigen Differenzierungsvorgänge soweit fortgeschritten sind, daß ein ganz bestimmter chemisch-physikalischer Zustand der Zelle erreicht ist. — Somit sind sehr wahrscheinlich alle Gametozyten im Augenblicke der Reifungsteilungen exakt im gleichen chemisch-physikalischen Zustande: ferner setze ich sie per definitionem<sup>1)</sup> im Augenblicke der Reifungsteilungen gleich alt; sie haben als Gameten das Alter 0, sie werden zu Gameten durch die Reifungsteilungen.

Daß von diesem Augenblicke an der chemisch-physikalische Zustand der soeben zum Gameten gewordenen Geschlechtszelle stationär werde, wäre eine willkürliche und unberechtigte Behauptung. Die Dotterbildung ist zwar bei dem jungen Ei wohl schon nahezu abgeschlossen, dennoch aber fehlen der eben entstandenen Eizelle verschiedene Eigenschaften, die die etwas ältere Eizelle besitzt. Auf die morphologischen Unterschiede, die zwischen jungen und älteren Eiern

<sup>1)</sup> Natürlich ohne damit eine Angabe über die Zeit machen zu wollen, die sie bis zur Reifungsteilung gebraucht haben; denn diese dürfte je nach den Verhältnissen (Jahreszeit, insbesondere Temperatur, Ernährungs- und allgemeiner Gesundheitszustand des Elterntieres usw.) verschieden lang sein.

bestehen, gehe ich im folgenden Kapitel des genaueren ein. Hier sollen nur Verschiedenheiten im entwicklungsphysiologischen Verhalten dargestellt werden, die ich in mehreren Versuchen mit *Strongylocentrotus* ♀♀, die besonders viele Oozyten hatten, beobachten konnte.

Am 24. XI. isolierte ich von einem *Strongy.* ♀, das zahlreiche Oozyten besaß, deren 50 in normalem Seewasser, und beobachtete sie von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop. Im ganzen machten 12 der Oozyten im Seewasser zu recht verschiedenen Zeiten die Reifungsteilungen durch. Jede Oozyte, bei der der Keimfleck zu verschwinden begann, wurde isoliert und der Zeitpunkt des vollendeten Austritts des zweiten Richtungskörpers, der bereits abgekugelt sein mußte, festgehalten. Dann versuchte ich, diese frisch entstandenen Eier verschieden lange Zeit nach dem Ablauf der zweiten Reifungsteilung zu befruchten. Das Sperma entnahm ich jederzeit frisch einem und demselben ♂ aus kleinen Bohrlöchern, die direkt auf den Hoden führten. Das ♂ lebte 14 Tage später noch vollkommen ungeschädigt. Gleichzeitig mit dem Einbringen der Oozyten in Seewasser war eine große Anzahl von Eiern desselben ♀ in Seewasser gelegt worden. Jedesmal wenn ich ein unter dem Mikroskop entstandenes junges Ei befruchtete, so befruchtete ich gleichzeitig mit dem gleichen Sperma auch Kontrollsätze der im Seewasser liegenden Eier. Diese Kontrollsätze ließen sich, in gleich großen Urchalen wie die isolierten Eier, jedesmal, sogar noch — ein besonders seltener Fall — nach 49stündigem Aufenthalt im Seewasser, sämtlich befruchten und lieferten 100% normaler Plutei, doch wurden Dotterhäute nach 27stündigem Aufenthalte im Seewasser nicht mehr abgehoben. — Zwei der jungen, unter meinen Augen entstandenen Eier versuchte ich zwei Stunden nach vollendeter Abschnürung des zweiten Richtungskörpers zu befruchten, doch gelang die Befruchtung nicht. Drei weitere junge Eier befruchtete ich nach 6 Stunden; zwei von ihnen fürchten sich nicht, eines teilte sich zur normalen Zeit in zwei ungleich große Blastomeren, ohne sich weiter zu entwickeln. 12 Stunden nach der Richtungskörperbildung befruchtete ich vier junge Eier; drei von ihnen fürchten sich gänzlich normal, das vierte etwas abnorm (gekreuzte  $\frac{1}{4}$ -Blastomeren, stark asymmetrisches 8-Blastomerenstadium). Alle drei beschlossen ihre Entwicklung als ganz junge, noch unbewegliche Blastulen von etwa 120 bis 240 Zellen. Die letzten drei jungen Eier endlich befruchtete ich 24 Stunden nach Ablauf der Reifungsteilungen; sie lieferten alle drei zwar abnorme, mit lockeren Zellbestandteilen gefüllte, aber doch äußerst lebhaft schwimmende Blastulen. Ich bemerke noch, daß von den zwei Eiern, die im Alter von zwei Stunden befruchtet werden sollten, das eine zwei Stunden, das andere zwölf Stunden im Seewasser gelegen hatte, bis es die Reifungsteilungen vollendet hatte. Von allen 12 jungen Eiern hat kein einziges eine Dotterhaut gebildet.

Am 22. I. wiederholte ich den Versuch in genau der gleichen Weise mit einem anderen *Strongylocentrotus* ♀. Diesmal machten von 100 isolierten Oozyten 16 die Reifungsteilungen im Seewasser durch. 4 junge Eier, die nach zwei Stunden, und 3, die nach sechs Stunden mit Sperma versetzt wurden, fürchten sich nicht; 3 zwölf Stunden alte Eier lieferten ein etwas atypisches 16er-Stadium, ein normales 32-Stadium und einen unregelmäßigen Zellhaufen; der Rest der jungen Eier wurde im Alter von 18 Stunden befruchtet; vier lieferten ruhende Blastulae, eins eine rotierende Blastula, das letzte Ei war nicht aufzufinden. Wieder wurden keine Dotterhäute gebildet. Die Kontrollzuchten verhielten sich günstig.

Am 30. I. wiederholte ich den äußerst mühsamen Versuch in kleinerem Maßstabe zum dritten Male, und zwar mit ähnlichem Erfolge.

Wie aus diesen Versuchen mit Sicherheit hervorgeht, hat das Ei im Alter von zwei bis sechs Stunden noch nicht die Fähigkeit, sich zu furchen. Später nimmt die Fähigkeit, sich zu entwickeln, um so mehr zu, je älter das Ei wird. Man könnte nun annehmen, daß die jungen Eier deshalb unfähig waren, normale Plutei zu liefern, weil sie durch den Aufenthalt im Seewasser geschädigt waren. Daß der Aufenthalt im Seewasser tatsächlich schädigt, wird ja durch das Ausbleiben der Dotterhautbildung in späteren Befruchtungen der Kontrolleier bewiesen. Dem widerspricht aber, daß gerade die jungen Eier, die am längsten der schädigenden Einwirkung des Seewassers ausgesetzt waren, sich am besten entwickelten; sie allein lieferten freischwimmende Larven; ja, man kann ganz allgemein sagen, je länger die jungen Eier im Seewasser waren, um so besser entwickelten sie sich, während umgekehrt die Kontrolleier sich um so schlechter entwickelten, je länger sie der schädigenden Wirkung des Seewassers ausgesetzt waren. — So ergibt sich folgende Deutung: Ganz junge Eier sind befruchtungs- und entwicklungsunfähig. Mit zunehmendem Alter stellt sich die Fähigkeit ein, befruchtet zu werden, und die Entwicklungsfähigkeit nimmt so stark zu, daß die entgegengesetzte schädigende Wirkung des Seewassers nicht zur Geltung kommt. Erst nach etwa 24 bis 48 Stunden wird die Schädigung durch das Seewasser so groß, daß sie auch die gesteigerte Entwicklungsfähigkeit des jungen Eies überwiegt.

Zuerst tritt also die Fähigkeit auf, befruchtet zu werden, mit weiter zunehmendem Alter kommt die Fähigkeit zur Furchung dazu, die immer spätere Entwicklungsstadien zu erreichen gestattet, je älter das Ei wird. Die Fähigkeit, Dotterhäute zu bilden, tritt offenbar ziemlich spät ein: hierfür sprechen auch die verhältnismäßig zahlreichen Fälle, wo scheinbar ganz normale Eier bei der Befruchtung, die völlig normale Entwicklung bis zum Pluteus im Gefolge hat, keine Dotterhäute bilden.

Wahrscheinlich nimmt die Entwicklungsfähigkeit der Eier nun weiterhin ganz allmählich immer mehr zu. Jeder, der längere Zeit mit Seeigelgameten gearbeitet hat, weiß, wie oft völlig normal aussehende Eier eines ♀ auf irgend einem Entwicklungsstadium plötzlich stehen bleiben, so etwa als rotierende Blastulae, oder als Prismenstadien, während die Eier eines anderen ♀, die äußerlich von denen des ersten ♀ nicht zu unterscheiden sind, unter genau gleichen Aufzuchtbedingungen,

ja auch bei Befruchtung mit dem gleichen Sperma, die schönsten Plutei liefern. Ja selbst bei den einzelnen Eiern eines ♀, die in der gleichen Zuchtschale in denkbar dünner Verteilung gehalten werden, macht man gelegentlich ähnliche Erfahrungen. Noch viel größere Enttäuschungen erlebt man, wenn man die Aufzucht der älteren Stadien unternimmt, die nur bei Fütterung mit Diatomeen und anderen Nahrungsmitteln zu erzielen sind. Wie aus den verschiedenen Veröffentlichungen (Allen, Shearer, de Morgan und Fuchs u. a.) zu entnehmen ist, und wie ich auch gesprächsweise von den Herren H. M. Fuchs und D. H. Tennent erfuhr, welche beide bekanntlich ausgedehnte Zuchtversuche alter Seeigellarven ausgeführt haben, ist die Sterblichkeit hier außerordentlich groß und hat stets in ihrem Auftreten etwas mehr oder weniger Unberechenbares. Wenn in einem Fünftlitterglase in diffusem Tageslicht, das reichliche Diatomeenflora und etwa 200 freischwimmende Plutei enthält, nur etwa 20 in der Metamorphose weiter fortschreiten, andere aber in verschiedenem Alter vorher absterben, so müssen innere Faktoren diese Sterblichkeit verursachen, denn die äußeren Faktoren sind gleich. So nehmen auch Shearer, de Morgan und Fuchs an, daß die Gameten zur Zeit der Befruchtung gewisse optimale Altersstufen erreicht haben müssen, um bis zur Metamorphose sich entwickelnde Larven liefern zu können. Ja sie konnten sogar nach einiger Übung am Aussehen des Eiplasmas nahezu bestimmen, ob die Eier eines *Echinus*-♀ das richtige Alter hätten, um zur Aufzucht erwachsener Seeigel mehr oder weniger geeignet zu sein.

Demnach hat man allen Grund anzunehmen, auch die Entwicklungsfähigkeit des Gameten sei eine Funktion seines Alters und steige in ähnlicher Weise wie die Valenz des Erbfaktorenkomplexes bis zu einem Maximalwert an, der in einem bestimmten, wahrscheinlich nicht allzu lange währenden optimalen Alter erreicht werde.

Später muß die Entwicklungsfähigkeit dann wieder abnehmen, sobald das optimale Alter des Gameten überschritten ist. Hierfür sprechen außer der allgemeinen Erfahrung vor allem Beobachtungen an solchen Gameten, die übermäßig lange in der Gonade zurückgehalten sind („überreife Eier“, vgl. Marcus 06, Koehler 12). Ich selbst lernte derartige Verhältnisse in Triest im November und Dezember 1910 kennen und habe sie 1912 ausführlich beschrieben. Es handelte sich dort um Ovarien, die neben scheinbar normalen Eiern auch zahlreiche degenerierende Eier und vor allem überhaupt keine Oozyten enthielten. Hieraus folgt, daß die in jenen Versuchen verwendeten Eier abnorm

lange Zeit in den Gonaden zurückgehalten worden waren. Diejenigen unter ihnen, welche überhaupt Befruchtungen erlaubten, waren teils unfähig, Dotterhäute zu bilden, teils hoben sie sie nur träge oder nur unvollkommen ab, die Furchung verlief abnorm und blieb auf den verschiedensten Stadien stehen: der Grad der Entwicklungsfähigkeit hing erstens von der Wahl des ♂, d. h. wohl sicher vom Alter der Eier, zweitens freilich auch von der Temperatur ab, indem Eier, die durch ihr hohes Alter geschwächt waren, durch Wärme gerettet werden konnten. Im folgenden Kapitel komme ich auf diese Verhältnisse nochmals zu sprechen. Hier habe ich sie nur deshalb angeführt, weil man aus ihnen auf einen ebenso allmählichen Abfall der Entwicklungskraft eines überoptimal alten Gameten schließen muß, wie aus den Oozyten-Versuchen auf den allmählichen Anstieg der Entwicklungskraft bei jugendlichen Gameten. Auch die Sterblichkeitsverhältnisse, besonders der späteren Larvenstadien, sprechen für die Annahme einer mindestens einmaligen Schwankung der Entwicklungskraft als Funktion des Gametenalters. Für die Spermatozoen kann ich zwar keine ähnlichen Beobachtungen anführen, wie die Oozytenversuche usw., da aber nachgewiesenermaßen die Entwicklungsfähigkeit der Zygote vom Spermatozoon genau so gut abhängt wie vom Ei, so kann man wohl nicht umhin, auch für die Spermatozoen das gleiche anzunehmen.

Die Entwicklungsfähigkeit eines Gameten, d. h. seine prospektive Potenz, möglichst gesunde und in der Reihe der Entwicklungsstadien bis zum geschlechtsreifen Tier möglichst weit fortgeschrittene Individuen zu liefern — wenn gleich günstige Milieufaktoren<sup>1)</sup> vorausgesetzt werden — ist eine Funktion seines Alters. Bei jungen Gameten nimmt sie allmählich zu, bei alten allmählich ab. Die Entwicklungsfähigkeit der Zygote ist die Resultante aus den Entwicklungsfähigkeiten des Eies und des Spermatozoons; sie ist demnach eine Funktion des Altersverhältnisses von Ei und Spermatozoon im Augenblick der Befruchtung.

<sup>1)</sup> So ist nach Boveri (1907, S. 4—10) besonders die Konzentration des Spermas von entscheidender Bedeutung. Die Neigung zur Polyspermie hängt nach Boveri (vgl. S. 181) vom Alter der Eier ab; andererseits aber ruft bei den gleichen Eiern dicht konzentriertes Sperma zahlreichere polysperme Befruchtungen hervor als dünn konzentriertes Sperma des gleichen ♂. Die Mehrzahl der polysperm befruchteten Eier liefert nun bekanntlich pathologische Keime. Somit ist in dem oben ausgesprochenen Satze monosperme Befruchtung eine unerläßliche Voraussetzung.



Demnach scheint die Kurve der Entwicklungsfähigkeit des Gameten als Funktion seines Alters in der gleichen Weise zu verlaufen wie die Kurve der Valenz seines Erbfaktorenkomplexes, ebenso als Funktion seines Alters, und man könnte demnach auf den Gedanken kommen, beide seien überhaupt identisch; mit anderen Worten, die Entwicklungsfähigkeit des Gameten und die Valenz seines Erbfaktorenkomplexes seien ein und dasselbe.

Dieser Satz ist nun nichts anderes als die Annahme Doncasters (vgl. S. 47 ff.), die Variabilität der  $F_1$ -Larven sei keine vererbungstheoretische Frage, sondern nur eine Frage der Gesundheit der Larven. Je kräftiger sie sind, um so mehr mütterliche Merkmale träten zutage, da zu ihrer Ausbildung mehr Skelettmaterial erforderlich sei als zu der Ausbildung des ärmeren *Strongylocentrotus*-Skelettes. Nun ist es mir aber gelungen, in allen Versuchen über die gleichelterige Variabilität den Gesundheitszustand auszuschalten: denn es wurden stets nur gesunde Larven berücksichtigt, und in denjenigen Fällen, wo kranke, nicht registrierbare Larven auftraten, nur solche Zuchten miteinander verglichen, die prozentual gleich viel untersuchbare Larven hatten. Der Erfolg dieser Maßregel ist aus den Tabellen zu entnehmen: die Plutei der Vergleichszuchten sind gleich gut gewachsen und gleich gesund. Trotzdem aber zeigen sie die Variabilität des Valenzverhältnisses in ihrem Erbfaktorenbestande, welche zur Aufstellung der Valenzkurve führte. Demnach sind Entwicklungsfähigkeit und Valenz des Erbfaktorenkomplexes nicht identisch.

Aus dem Gesagten ergibt sich demnach etwa folgende graphische Darstellung des Sachverhaltes (vgl. Fig. 7, S. 227):

Auf der Abszisse seien wiederum die Altersangaben eingetragen, 0 sei der Zeitpunkt der beendeten zweiten Reifungsteilung. Im Alter A erwirbt der Gamet die Befruchtungsfähigkeit und verliert sie wieder in B, wie das große Rechteck andeutet. Jenseits B verfällt der Gamet der Degeneration innerhalb der Gonade. Gameten der Alter von C bis D vermögen Dotterhäute zu bilden, was durch das kleine Rechteck dargestellt wird. Die Kurve A E B bildet die Entwicklungsfähigkeit als Funktion des Alters ab. Etwa vom Alter F bis zum Alter G oder vielleicht in einer etwas kürzeren Zeit — der erste Punkt dürfte zwischen F und C, der zweite zwischen D und G liegen — sollen gesunde ausgewachsene vierarmige Plutei erzeugt werden können. Die Altersstadien innerhalb von F und G unterscheiden sich also nur in der Fähigkeit, spätere Larvenstadien (als den vierarmigen Pluteus) zu bilden;



im Alter E' würde die Entstehung geschlechtsreifer Seeigel möglich sein. Diese Unterschiede innerhalb F bis G sind also in meinen Versuchen nicht zu beobachten. Die Kurve FHG endlich stellt die Valenz des Erbfaktorenkomplexes als Funktion des Gametenalters dar.

Unbewiesen sind in dieser Darstellung erstens die Annahme, die Entwicklungsfähigkeit und die Valenz hätten beide nur ein Maximum und seien zum Wendepunkt symmetrisch, dazu natürlich auch die Form der Kurven, zweitens die Annahme, daß die Wendepunkte beider Kurven auf gleicher Ordinate liegen. Denn man kann ohne länger dauernde Zuchtversuche mit Ernährung der Larven nicht entscheiden, ob dasselbe Altersstadium des Gameten die höchste Valenz und gleichzeitig die höchste Entwicklungsfähigkeit hat oder nicht. Zweifellos richtig aber ist das folgende Verhältnis dargestellt: Fast die ganze Breite der Valenzkurve, die ja der Ausdruck für die in meinen Versuchen beobachtete Variabilität ist — soweit sie nur von einem der beiden Geschlechter abhängt — liegt innerhalb des Bereiches, wo gesunde ausgewachsene Plutei gebildet werden können. Doncaster hatte die durch den Gesundheitszustand vorgetäuschte und die wirkliche Variabilität der Vererbungsrichtung nicht auseinander gehalten; in meinen gleichelterigen Versuchen tritt nur die echte Variabilität der Vererbungsrichtung, ohne die genannte Verfälschung, zutage.

Wie die Figur deutlich genug zur Anschauung bringt, sind zwar Entwicklungsfähigkeit und Valenz des Erbfaktorenkomplexes beides Funktionen des Gametenalters; somit haben sie wohl auch sicherlich zum Teil gleiche Ursachen. Dennoch aber sind sie nicht identisch. Diejenigen Unterschiede der Entwicklungsfähigkeit der Gameten, welche den in meinen Versuchen beobachteten Valenzunterschieden beigeordnet sind, waren nämlich in meinen Versuchen nicht zu beobachten, sondern können nur aus den Sterblichkeitstatsachen anderer Zuchtversuche (Shearer, de Morgan, Fuchs usw.) erschlossen werden. Die Valenzschwankungen traten bereits an den vierarmigen Pluteis zutage, die beigeordneten Schwankungen der Entwicklungsfähigkeit hätten sich nur an späteren Larvenstadien, zum Teil auch erst gegen Ende der Metamorphose beobachten lassen, wenn nämlich diese späten Stadien aufgezogen worden wären.

Die Frage nach dem Verhältnis zwischen Entwicklungsfähigkeit und Valenz ist demnach in folgender Weise zu beantworten:

Sowohl die Entwicklungsfähigkeit wie die Valenz des Erbfaktorenkomplexes schwanken periodisch mit zunehmen-

dem Alter des Gameten. Beide Schwankungen haben somit sicherlich wenigstens zum Teil gleiche Ursachen, sind aber trotzdem nicht gleichzusetzen, schon weil sie in der Ontogenese des Keimes auf verschiedenen alten Entwicklungsstadien zutage treten.

Ich möchte nun auch in der Tatsache, daß die Entwicklungsfähigkeit eines Gameten mit seinem Alter schwankt, einen Beweis für den Ablauf chemisch-physikalischer Veränderungen am alternden Gameten erblicken. Wer aber der Ansicht ist, daß die prospektive Potenz des Gameten schwanken könne, auch ohne daß sich der Gamet in chemisch-physikalischem Sinne verändert, der sei auf die im folgenden Kapitel

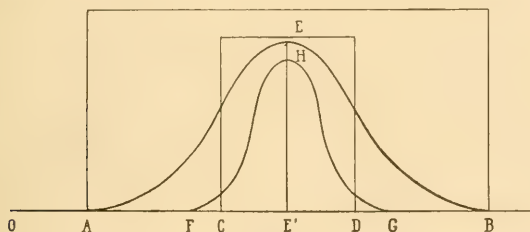


Fig. 7. Graphische Darstellung der beiden Schwankungen, erstens der Valenz des Erbfaktorenkomplexes, zweitens der Entwicklungsfähigkeit eines Gameten, beide als Funktionen des Gametenalters.

Buchstabenerklärung im Texte.

besprochenen morphologischen Tatsachen verwiesen, die schlechterdings nichts anderes als der sichtbare Ausdruck von chemisch-physikalischen Veränderungen sein können, die sich am Gameten in der Zeit vom Ablauf der Reifungsteilungen bis zur Degeneration innerhalb der Gonade abspielen.

Nun wird die Tatsache, daß ein Gamet zu verschiedenen Zeiten verschiedene Entwicklungsfähigkeit hat, dem Sprachgebrauch zufolge mittels des Begriffes der Reife ausgedrückt. Ist ein Gamet imstande, völlig gesunde Nachkommenschaft zu liefern, die sich bis zum erwachsenen geschlechtsreifen Tiere zu entwickeln vermag, so nennt man ihn, dem Sprachgebrauche zufolge, reif. Besitzt er diese Fähigkeiten noch nicht in vollem Maße, so nennt man ihn unreif, besitzt er sie nicht mehr, so spricht man von Überreife. Da in der Literatur der Begriff

der Reife zwar oft in den verschiedensten Bedeutungen angewendet wird, trotzdem aber, soweit ich unterrichtet bin, bisher noch nicht definiert worden ist, so will ich ihn in der folgenden Weise festlegen:

Vom Abschluß der Reifungsteilungen bis zur Degeneration macht der Gamet sicherlich eine Reihe von chemisch-physikalischen Veränderungen durch. Denjenigen Zustand nun, den der Gamet im Ablauf dieser Veränderungen  $x$  Tage nach Abschluß der Reifungsteilungen erreicht hat, nenne ich den Reifegrad des  $x$  Tage alten Gameten.

Der Reifegrad ist also nach dieser Definition ein chemisch-physikalisch zu beschreibender Zustand des Gameten, der sich mit zunehmendem Alter des Gameten in gesetzmäßiger Weise ändert. Nun schwanken, wie oben dargestellt wurde, mit zunehmendem Alter des Gameten sowohl die Entwicklungsfähigkeit, als auch die Valenz des Erbfaktorenkomplexes in periodischer Weise. Am Gameten selbst aber verändert sich mit zunehmendem Alter materiell nichts anderes als sein chemisch-physikalischer Zustand, d. h. sein Reifegrad. Demnach sind die Veränderungen des Reifegrades mit zunehmendem Alter des Gameten als die gemeinsame Ursache der Schwankung sowohl der Entwicklungsfähigkeit, als auch der Valenz anzusehen.

Als optimalen Reifegrad, oder auch als Reife schlechthin, Reife im engeren Sinne, wird man denjenigen chemisch-physikalischen Zustand des Gameten bezeichnen, der im Alter der höchsten Entwicklungsfähigkeit erreicht wird. Alle Gameten, die zu jung sind, um sich optimal zu entwickeln, heißen unreif, alle Gameten, die das hinsichtlich der Entwicklungsfähigkeit optimale Alter bereits überschritten haben, heißen überreif.

Ich will nun diese Ausdrücke zu einer endgültigen Formulierung meiner Versuchsergebnisse benutzen:

Auch wenn die Eingipfeligkeit der Valenzkurve sowie der Kurve der Entwicklungsfähigkeit bewiesen worden wäre, was ja tatsächlich nicht geschehen konnte, so wäre immer noch nicht bewiesen, daß unreife und überreife Gameten die Artmerkmale schwächer vererbten, als optimal reife; zu derartigen Aussagen reichen die Versuchsergebnisse nicht aus, da die Entwicklungsfähigkeit innerhalb des Altersbereiches, worin die ganze Valenzkurve — soweit sie in den Versuchen zum Ausdruck kam — abläuft, nicht graduell unterschieden werden konnte; dazu waren die untersuchten Stadien zu jung.

Ebenso konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob die einzelnen Elterntiere und die Gameten eines einzelnen Tieres untereinander hinsichtlich solcher Gene, welche Bastardmerkmale determinieren, isogen oder anisogen waren, d. h. im Erbfaktorenkomplexe übereinstimmten oder verschieden waren.

Auch bleibt die Frage unbeantwortet, ob äußere Faktoren die Geschlechtszellen in den Elterntieren derart beeinflussen können, daß die Gameten dabei ihre Vererbungsrichtung verändern. Somit ist es zwar möglich, daß Kombinationen verschiedener Art unter den Varianten vorkommen, oder daß Bewirkungen äußerer Faktoren, welche die Geschlechtszellen im Elterntiere während ihrer sensiblen Periode betrafen, bei dem Zustandekommen der Variabilität mitwirken. Doch lassen sich die Versuchsbefunde auch ohne diese Annahme restlos verstehen.

Sicher ist dagegen folgendes Ergebnis:

In jedem Gameten ist die Valenz der Erbfaktoren eine Funktion seines Reifegrades. Demnach ist der im Augenblick der Befruchtung verschiedene Reifegrad der Gameten die Ursache der Variabilität des Valenzverhältnisses im Erbfaktorenkomplexe. Aus dieser Variabilität des Valenzverhältnisses von Zygote zu Zygote erklärt sich die Variabilität der  $F_1$ -Bastardlarven aus der Kreuzung von *Sphaerechinus granularis*-♀ mit *Strongylocentrotus lividus*-♂.

### E. Anhang.

Über weitere, mit zunehmendem Alter der Gameten variierende morphologische oder entwicklungsphysiologische Gameteneigenschaften, sowie über die zeitlichen Verhältnisse bei der Geschlechtszellenbildung der Seeigel.

Im vorigen Kapitel war ich zu dem sicheren Ergebnis gekommen, daß Entwicklungsfähigkeit und Valenz des Erbfaktorenkomplexes eines Gameten Funktionen seines Reifegrades sind: beide Eigenschaften schwanken nämlich mit zunehmendem Alter des Gameten.

Dieses Ergebnis erschloß ich in erster Linie aus den Bohrversuchen und aus denen mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten: hier wurde aus dem anatomischen Bauplan der Gonade gefolgert, daß spontane Gameten stets älter seien als zurückgehaltene. Das Ergebnis der Versuche über gleichelterige Variabilität wurde dann auf die ungleichelterige Variabilität mittels eines insofern zwingenden Analogieschlusses

übertragen, als entweder die gegebene Erklärung für beide Kategorien der Variabilität richtig, oder für beide falsch sein mußte. Für die Richtigkeit der Erklärung sprach aber neben apagogischen Gesichtspunkten die völlige Übereinstimmung der Versuchsbefunde mit der Theorie.

Obwohl somit schon jetzt das Hauptergebnis dieser Untersuchung für gesichert gelten kann, so muß es sich offenbar weiterhin stützen lassen, wenn es gelingt, morphologische und entwicklungsphysiologische Kriterien für das Alter der Gameten aufzufinden. Denn wenn man den Gameten ihr Alter genau ansehen könnte, so wäre erstens die Annahme des Altersunterschiedes spontaner und zurückgehaltener Gameten direkt beweisbar, womit meine Auffassung über das Zustandekommen der gleichelterigen Variabilität eine weitere gewichtige Stütze erhielte; zweitens könnte man untersuchen, ob bei Nachkommenschaften verschiedener Elternpaare die Differenzen der Zuchtwerte den mittleren Altersunterschieden der Gameten ausnahmslos proportional wären oder nicht. Wäre eine vollkommene Proportionalität nachzuweisen, so müßte sie zu den auf S. 213—215 gegebenen Überlegungen einen zweiten Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür hinzufügen, daß Anisogenie der Eltertiere am Zustandekommen der ungleichelterigen Variabilität keinen Anteil hat.

So will ich anhangsweise das relativ Wenige mitteilen, was die morphologische und entwicklungsphysiologische Betrachtung der Gameten an Anhaltspunkten zur Beurteilung des Gametenalters lieferte. —

Ferner habe ich mich mit Vernons Ansicht auseinanderzusetzen, der bekanntlich angab, *Strongylocentrotus* sei im Winter „reif“, im Sommer „unreif“, und hierauf beruhe der Saisondimorphismus. Vernon bezieht den Begriff der Reife auf die Eltertiere und hat ihn, wie Herbst (II) eindringlich darlegte, nicht mit genügender Klarheit angewandt. Ich beziehe diesen Terminus umgekehrt auf die Gameten, verstehe also etwas ganz anderes darunter als Vernon. Dennoch muß ich mich mit der Frage beschäftigen, ob die Beobachtungen des „Reifegrades“ in Vernons Sinne, d. h. in erster Linie des Füllungsgrades der Gonaden mit gut entwicklungsfähigen Gameten, wie sie zu verschiedenen Jahreszeiten anzustellen sind, die Deutung zulassen, die ich bei der ungleichelterigen Variabilität machte, daß nämlich am gleichen Tage die Gameten verschiedener Eltertiere in meinem Sinne verschieden reif sind (Individualpotenz), und daß der mittlere Reifegrad der gut entwicklungsfähigen Gameten zahlreicher Individuen zu jeder Jahreszeit nahezu sich gleich bleibt (Fehlen des Saisondimorphismus). Es wird also von Wichtigkeit sein, die Füllungszustände der Go-



naden (d. h. Vernons Reifegrad) zu verschiedenen Jahreszeiten zu besprechen und nachzusehen, ob sie überhaupt dem mittleren Reifegrade der Gameten in irgend welcher Weise parallel gehen oder nicht. —

Ich beginne mit der Frage, ob sich morphologische Kriterien für das Gametenalter und damit auch für den Reifegrad der Gameten aufstellen lassen oder nicht.

Die Spermatozoen machen stets einen überaus einförmigen Eindruck. Sie unterscheiden sich unter normalen Verhältnissen, wie sie ja in meinen Versuchen stets vorlagen, äußerlich nur in der Schnelligkeit und Ausgiebigkeit ihrer Bewegungen. Diese aber ist nicht leicht exakt meßbar und vergleichbar. Demnach läßt die morphologische Betrachtung hinsichtlich der Altersbestimmung für das Sperma im Stiche.

Die Eier dagegen erscheinen bei genauerer Betrachtung als stärker variable Gebilde. Es wechselt von Eisatz zu Eisatz erstens die Häufigkeit der Oozyten in weiten Grenzen. Ferner sind die Gallert-hüllen der Eier stets verschieden dick und liefern bei der Messung meist eingipfelige, dem binomialen Typus angenäherte Variationskurven. Auch die Kerngröße ist variabel, wenn auch in weit geringerem Maße. Bei *Strongylocentrotus* variiert die Anordnung des roten Eipigmentes, welches freilich bei *Sphaerechinus* bekanntlich fehlt.

Neben diesen morphologischen Varianten, deren Abhängigkeit vom Reifegrad sich nicht von selbst versteht, sondern von Fall zu Fall geprüft werden muß, bestehen ferner Unterschiede im entwicklungs-physiologischen Verhalten, die wohl sicher in nichts anderem als in dem chemisch-physikalischen Zustande der Eier ihre Ursache haben können.

Nicht alle Eier lassen sich gleich schnell und leicht zerschütteln. — Bei Versuchen über künstliche Entwicklungserregung<sup>1)</sup> läßt sich für jedes einzelne Ei eine bestimmte Konzentration, eine bestimmte Expositionszeit in jedem der wirksamen Agentien feststellen, die zu optimaler Entwicklung führen: jedes dieser Daten gilt nur für wenige Eier, für die übrigen aber liegen die optimalen Daten anderswo.

---

<sup>1)</sup> Vgl. Loeb's Versuchsarrangements, wo ein einziger Versuch gelegentlich aus 30—60 verschiedenen Schalen bestand, in denen die Konzentrationen und Einwirkungszeiten außerordentlich fein abgestuft verschieden waren; gewöhnlich gab es in zahlreichen Schalen normale Entwicklung in verschiedenem Prozentsatz; in meinen ausnahmslos erfolgreichen Versuchen mit *Strongylocentrotus* lagen die Verhältnisse genau ebenso. Die von verschiedenen Autoren gemachten Angaben, in Neapel sei die Parthenogenese nach den Loeb'schen Angaben nicht zu erzielen, ist also irrig.



Ganz allgemein verhalten sich die Eier desselben ♀ wie auch verschiedener ♀ gegenüber sämtlichen chemischen oder physikalischen Einwirkungen verschieden, die eine Schädigung der Eier im Gefolge haben. Hierfür ließen sich außerordentlich viele Belege anführen. An erster Stelle erinnere ich an alle Mittel, die zur Erhöhung des Prozentsatzes von Befruchtungen bei Bastardierungen verwendet werden: Süßwasser (Herbst) für die Eier, Natronlauge für Eier oder Spermatozoen (Herbst II, III, Baltzer und viele andere, vgl. auch S. 72/73, Tabelle 3 dieser Arbeit), Stehenlassen der Eier in Seewasser vor der Befruchtung (Hertwig, Tennent u. a.).

In all diesen Fällen werden durch dieselbe Dosis des wirksamen Agens bei verschiedenen Eiern verschiedene Ergebnisse erzielt. Dasselbe beobachteten G. und P. Hertwig (Methylenblau), Herbst (Kohlensäure, Ammoniak, Fettsäuren) in ihren zu anderen Zwecken angestellten Versuchen. Bei G. und P. Hertwig z. B. wurden niemals alle Spermatozoen desselben ♂ oder auch verschiedener ♂♂ in gleicher Weise durch dieselbe Behandlung mit Methylenblau geschädigt, bei Herbst bewirkten die genannten Mittel durchaus nicht bei allen Eiern, sondern nur bei einem von Fall zu Fall verschiedenen Prozentsatz von Eiern eine Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. Ebenso ist bei verschiedenen ♀ auch die Neigung zur Polyspermie, sowie die Leichtigkeit, mit der durch chemische Agentien die Neigung zur Polyspermie erhöht wird, variabel (Boveri 1907). Auch gegenüber den gleichen Temperatureinflüssen verhalten sich die Nachkommen verschiedener Elterpaare durchaus verschieden (vgl. S. 107/108 dieser Arbeit, ferner auch manche Befunde in den Tabellen von Doncaster).

Daß also die verschiedensten Merkmale oder Eigenschaften der Gameten höchst variabel sind, unterliegt keinem Zweifel. Die weitere Frage ist nun erstens, welche dieser Eigenschaften derart meßbar sind, daß sie eine variationsstatistische Vergleichung gestatten, zweitens aber ob sich vom Ausbildungsgrade des betreffenden Merkmales oder der betreffenden Eigenschaft mit Sicherheit auf das Alter der Gameten schließen läßt. Eine Möglichkeit, die zweite Frage mit Sicherheit zu entscheiden, bietet der Vergleich spontaner Gameten von Bohrtieren bei mehrmaligen aufeinanderfolgenden Entnahmen aus demselben Tiere. Wenn, ferner bei spontanen und zurückgehaltenen Gameten desselben Tieres Differenzen des zu untersuchenden Merkmales stets in gleichsinniger Weise auftreten, so muß auch ein derartiger Befund mit großer Wahr-

scheinlichkeit bzw. Sicherheit auf Altersunterschieden der Gameten beruhen, und demnach auf eine einfache Abhängigkeit des Ausbildungsgrades des Merkmales oder der Eigenschaft vom Alter der Gameten hinweisen.

Bei genauerer Prüfung erwiesen sich nur zwei der oben angeführten Merkmale als einigermaßen brauchbar, um das Alter der Eier danach zu beurteilen, nämlich erstens die Prozentzahl der Oozyten und zweitens die Mächtigkeit der Gallerthüllen<sup>1)</sup>. Beide Merkmale sind erstens der statistischen Vergleichung leicht zugänglich, und zweitens vom Alter der Eier abhängig, wie im folgenden dargelegt werden soll.

Wie bereits oben festgestellt wurde, machen die weiblichen Geschlechtszellen die Reifungsteilungen zu sehr verschiedenen Zeiten durch, so daß sie in einem bestimmten Zeitpunkt alle verschieden alt sind; einige sind noch Oozyten, andere sind bereits reife Eier, denen man freilich ihr Alter nicht ansehen kann: sicherlich aber sind auch sie alle verschieden alt, wie die große Seltenheit beweist, mit der man gleichzeitig ablaufende Reifungsteilungen antrifft. Läßt nun die verschiedene Häufigkeit von Oozyten in verschiedenen Eisätzen einen Rückschluß auf das durchschnittliche Alter der reifen Eier zu?

Ich habe in mehreren Fällen bei angebohrten ♀♀ die Prozentzahlen der Oozyten bei verschiedenen aufeinanderfolgenden Eientnahmen festgestellt und miteinander verglichen. Vergleich ich bei demselben gebohrten ♂ spontane Eisätze verschiedener Tage miteinander, so waren bei der zweiten Entnahme die Oozyten stets seltener als bei der ersten. Dies geht aus folgender Tabelle (S. 234) hervor, deren Angaben so gewonnen wurden, daß ich jedesmal 500 Geschlechtszellen abzählte, und in die Tabelle eintrug, wieviel davon Oozyten waren.

Demnach hat die Häufigkeit der Oozyten im Mittel aller Versuche im Zeitraum von 13 Tagen um 33% abgenommen. In jedem einzelnen Versuch ist die Prozentzahl bei der zweiten Entnahme deutlich geringer als bei der ersten Entnahme. Dieser Befund kann nur auf folgende Weise zustande gekommen sein. Der Ausführungsgang war zur Zeit der ersten Ablage prall gefüllt, ebenso die unmittelbar anschließende Gonadengegend. Da in der Zeit zwischen der ersten sehr kleinen und der zweiten, ebenfalls kleinen Ablage keine Gameten entleert wurden, so

<sup>1)</sup> Auf dieses Merkmal lenkte Herr Professor Boveri meine Aufmerksamkeit, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank ausspreche.

Tabelle 14a. Häufigkeit der Oozyten (auf je 500 Geschlechtszellen) bei zwei aufeinanderfolgenden Entnahmen spontaner Geschlechtszellen aus angebohrten *Sphaerechinus*-♀♀.

Datum der ersten Entnahme	Entnahme I sp.	Entnahme II sp.	Zeit zwischen I und II
10. XII.	140	80	13 Tage
12. I.	72	64	10 "
12. I.	52	30	17 "
1. II.	126	84	20 "
4. II.	30	18	7 "
8. II.	32	26	14 "

konnten in der Zwischenzeit neugebildete junge Geschlechtszellen in die prall gefüllte Region des Ausführungsganges nicht nachrücken; andererseits machten von denjenigen spontanen Geschlechtszellen, die zur Zeit der ersten Ablage noch Oozyten waren, im Mittel aller Versuche etwa 33% die Reifungsteilungen durch. Die gereiften Eier sind also alle um 13 Tage älter geworden, ein Nachschub neugebildeter junger Gameten aus den oralen Gonadengegenden hat nicht stattgefunden, und die 33% der Oozyten, die sich zu jungen gereiften Eiern umgebildet haben, spielen bei der Seltenheit der Oozyten gegenüber den gereiften Eiern keine Rolle. Demnach sind die spontanen Eier bei der zweiten Entnahme tatsächlich durchschnittlich älter als bei der ersten, und die Erniedrigung der Oozytenanzahl geht einer Erhöhung des mittleren Alters der Eier parallel.

Der Vergleich nichtspontaner, mittlerer Gameten verschiedener Tage aus Bohrtieren<sup>1)</sup> aber ergab andersartige Ergebnisse. Hier fand ich bei der zweiten Entnahme die Oozytenanzahl in drei Fällen unverändert, in zwei Fällen vermindert, in einem Falle deutlich erhöht. Ich gebe diese Zahlen deshalb nicht wieder, weil man Zweifel an der Genauigkeit erheben könnte, mit der bei der zweiten Entnahme die Gonaden-

<sup>1)</sup> Während die spontanen Gameten wie immer durch den Ausführgang, also auf dem natürlichen Wege entnommen wurden, gewann ich die mittleren Gameten durch Anstich der Gonade mit einer Pipette. Die zweite Entnahme erfolgte an der gleichen Stelle, d. h. durch das gleiche, etwa 2 mm im Durchmesser betragende Bohrloch; die Pipette selbst war so dick, daß sie nur in radialer Richtung eingeführt werden konnte. Das Bohrloch lag stets nahe dem oralen Gonadenende.

stelle (Tiefe!) der ersten Entnahme wieder getroffen wurde. Falls die Versuche aber in dieser Hinsicht einwandfrei sein sollten und die Verletzung der Gonade nicht den ganzen Vergleich wertlos macht, so würde der Befund die folgende Deutung nahelegen: In der Zeit von der ersten bis zur zweiten Entnahme blieb die Geschwindigkeit der Geschlechtszellenbildung bei drei Tieren sich etwa gleich, bei zwei Tieren nahm sie ab, beim letzten dagegen zu. Ein auf die Oozytenprozentzahlen gerichteter Vergleich nicht spontaner Gameten, die an verschiedenen Tagen demselben ♂ entnommen werden, lehrt also nichts über das mittlere Alter der Gameten zu beiden Zeitpunkten, da man die Geschwindigkeit und den Umfang der Entstehung neuer Geschlechtszellen in der Zwischenzeit nicht kennt. Dieser störende Faktor fällt aber bei den spontanen Gameten eines Bohrtieres weg, falls es in der Zeit zwischen den Ablagen keine Gameten ablegt: und diese Forderung war bei meinen Bohrtieren, soweit ich sie verwandte, stets erfüllt (vgl. S. 130). Denn im Ausführgang selbst findet keine Geschlechtszellenbildung statt, und die in entfernteren Gonadengegenden in der Zwischenzeit neuentstandenen jungen Geschlechtszellen konnten nicht in den prall gefüllten Bereich der spontanen Gameten eindringen.

Somit geht aus den Oozytenzählungen hervor, daß spontane Eier desselben ♀ nach einer bestimmten Zeit im Durchschnitt älter sind als vorher, ferner daß die Prozentzahl der Oozyten in den Fällen ein Maß des durchschnittlichen Alters der gereiften Eier darstellt, wo eine Neubildung von Geschlechtszellen oder eine Vermischung mit anderem Geschlechtszellmaterial nicht stattfindet.

An zweiter Stelle verglich ich auch bei gleichzeitig entnommenen Sätzen spontaner und zurückgehaltener Geschlechtszellen desselben ♀ die Häufigkeit der Oozyten (s. Tabelle 14b, S. 236).

Auch diese Tabelle spricht deutlich genug. Ausnahmslos (außer in einem Falle des gänzlichen Fehlens von Oozyten) ist die Oozytenanzahl bei den spontanen Gameten geringer als bei den zurückgehaltenen, die dem gleichen ♂ gleichzeitig entnommen wurden. Im Mittel verhalten sich die Häufigkeiten der Oozyten spontaner und zurückgehaltener Gameten wie 1 : 1,54. — Auch diese Tatsache ist nicht anders zu deuten als so, daß die spontanen Gameten tatsächlich durchschnittlich älter sind als die zurückgehaltenen desselben ♀ am gleichen Tage, und daß, dem oben Gesagten zufolge, auch bei gleichzeitiger Entnahme ungleichnamiger Gameten desselben ♂ die Häufigkeitsziffer der Oozyten ein Maß für das mittlere Alter der gereiften Eier ist.

Tabelle 14b. Häufigkeit der Oozyten (auf je 500 Geschlechtszellen) bei gleichzeitig demselben *Sphaerechinus*-♀ entnommenen spontanen und zurückgehaltenen Gameten.

Datum	Spontane Gameten (sp.)	Zurückgehaltene Gameten (b)	Datum	Spontane Gameten (sp.)	Zurückgehaltene Gameten (b)
10. XII.	112	128	3. III.	0	12
30. I.	7	24	—	10	18
—	0	0	—	84	111
—	20	56	—	26	42
—	114	131	27. III.	42	80
14. II.	37	42	21. IV.	7	12
—	14	48	4. V.	13	27
—	0	16			

Leider gilt für den Vergleich von Eiern verschiedener ♀♀ nicht das gleiche: hier erlaubt die Häufigkeit von Oozyten keinen Rückschluß auf das mittlere Alter der gereiften Eier. Denn da hier der Nachschub neugebildeter junger Gameten mit eingreift, so wäre nur dann ein exakter Vergleich möglich, wenn die Vergleichstiere stets ihre Geschlechtszellen in genau gleicher Geschwindigkeit hervorgebracht hätten, d. h. wenn ein Tier alle bei dem anderen Tiere vorkommenden Schwankungen in der Intensität der Geschlechtszellenbildung mitgemacht hätte, ein Fall, der wohl nie eintreten wird. Ich habe deshalb auf den Vergleich von Oozytenanzahlen verschiedener ♀♀ zwecks Bestimmung des Altersverhältnisses ihrer Eier grundsätzlich verzichtet.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Gallerthüllen. Preßt man ein kleines Stück Ovar ohne Zusatz von Seewasser zwischen Deckglas und Objektträger, so sieht man sämtliche Eier sowie die Oozyten vom Beginn der Dotterbildung an von ziemlich schmalen, stets etwa gleich breiten, glashellen Höfen umgeben; das sind die Gallerthüllen. Ich habe nun die Ausdehnung der Gallerthüllen in solchen Ovarialstücken ohne Seewasser nicht gemessen, da ohne Pressung nichts gesehen werden konnte, und der Druck natürlich die Gallerthüllen vergrößert; dem Augenscheine nach aber sind alle Gallerthüllen, wenigstens die der reifen Eier, in diesem Zustande etwa gleich groß, und zwar sämtlich erheblich kleiner, als wenn die dem Ovar entnommenen Eier in Seewasser untersucht werden. Demnach quellen die Gallerthüllen im Seewasser, ein Vorgang, der neuerdings von Elder näher untersucht wurde. Nun

quellen aber die verschiedenen Gallerthüllen durchaus nicht gleich schnell: denn obwohl alle Eier im Ovar offenbar nahezu gleichgroße Gallerthüllen haben, variiert ihre Größe schon nach kurzem Aufenthalt im Seewasser-tuschpräparat in ganz auffälliger Weise. So fand ich einmal unter 50 gemessenen Gallerthüllen von Eiern eines ♂ als kleinsten Radius 67  $\mu$ , als größten aber 142  $\mu$ : gewöhnlich freilich ist die Variationsbreite geringer. Ich ließ nun stets von dem Augenblick an, wo die Eier in Seewasser kamen, bis zum Beginn der Messung (Herstellung des Seewasser-tuschpräparates usw.) genau 10 Minuten vergehen und führte dann 50 Messungen in möglichst genau 15 Minuten aus. Schrieb ich dann die Werte, die innerhalb von je 5 Minuten gemessen wurden, zusammen, so hatten bei manchen ♀♀ die zuletzt gemessenen Eier größere Gallerthüllen als die zuerst gemessenen. Die Quellung hatte also während der Messungen fortgedauert: in anderen Fällen aber war nach 10 Minuten offenbar vorübergehend ein stationärer Zustand ohne weitere Quellung eingetreten. Im ersten Falle ist die gefundene Variationsbreite auf die verschiedene Schnelligkeit des Quellens vor und während der Messung zurückzuführen, im zweiten Falle scheinen nur die 10 Minuten vor der Messung in Frage zu kommen. Späterhin schreitet dann die Quellung allmählich so weit fort, daß die äußere Kontur der Gallerthülle ihren scharf umschriebenen kreisförmigen Charakter verliert und unregelmäßig wird, so daß eine Messung höchst unsichere Werte liefert: schließlich wird die Gallerthülle vollkommen abgestreift. Leider traten diese Veränderungen bei manchen ♀♀ schon vor Abschluß der Messungen ein, etwa 10—20 Minuten nach dem Verbringen der Eier in Seewasser, und zwar besonders im Frühjahr so oft, daß ich zuletzt die Gallerthüllen überhaupt nicht mehr maß.

Wie aus den erhaltenen Zahlen mit Sicherheit hervorgeht, unterscheiden sich die Gallerthüllen verschiedener Eier in der Quellungs-geschwindigkeit stark. Und zwar ist die Geschwindigkeit des Quellungs-vorganges, wie verschiedene Befunde lehren, offenbar vom Alter der Eier abhängig, nämlich so, daß jüngere Eier relativ langsam, ältere Eier relativ schnell quellbare Gallerthüllen haben. Hierfür sprechen erstens der Vergleich von Oozyten und gereiften Eiern, zweitens der Vergleich von spontanen und zurückgehaltenen Eiern desselben Tieres, drittens von mehreren nacheinander entnommenen spontanen Eisätzen eines Bohrtieres.

Bei 4 ♀♀ mit zahlreichen Oozyten maß ich abwechselnd Oozyten und reife Eier in folgender Reihenfolge: 3 Oozyten, 6 Eier, 6 Oozyten,



6 Eier, 6 Oozyten usw., bis je 50 Oozyten und 50 Eier gemessen waren. Die Tabelle 15a läßt deutlich an den Radien der Oozyten selbst („Plasma“) erkennen, daß der Größenunterschied von Eiern und Oozyten stets sehr gering war. Ich habe demnach meine Absicht, nur die allergrößten Oozyten zu messen, welche die Dotterbildung schon nahezu beendet hatten und wohl unmittelbar vor den Reifungsteilungen standen, annähernd erreicht. Trotzdem waren die Gallerthüllen stets bei den Eiern deutlich größer als bei den Oozyten, wie Tabelle 15a zeigt.

Tabelle 15a. Gallerthüllen und Plasma von je 50 Eiern und 50 Oozyten bei vier *Sphaerechinus*-♀♀. Mittelwerte von je zwei aufeinander senkrecht stehenden Radien, in  $\mu$ .

	Gallerthüllen (in $\mu$ )				Plasma (in $\mu$ )			
	Eier		Oozyten		Eier		Oozyten	
	$r_1$	$r_2$	$r_1$	$r_2$	$r_1$	$r_2$	$r_1$	$r_2$
20. XII.	97	92	80	76	44	41	40	39
17. I.	89	87	64	62	43	42	39	38
28. I.	109	98	75	69	46	43	42	41
1. II.	114	99	80	65	42	41	40	40

Hierfür sind noch zwei Erklärungen möglich. Erstens könnte die Quellbarkeit in einfacher Weise vom Alter der Geschlechtszelle abhängig sein, so daß reife Eier deshalb größere Gallerthüllen haben als Oozyten, weil sie eben im Durchschnitt um einige Tage älter sind. Oder aber es könnte der Chemismus der Geschlechtszelle sprunghaft, nämlich eben in den Reifungsteilungen selbst, sich in der Weise verändern, daß die Quellbarkeit der Hüllen sich dabei erhöht. Eine solche sprunghafte Veränderung des Chemismus lehrte beispielsweise Runnström für Seeigelleier kennen, wo die Permeabilität der Oozyten gegenüber gereiften Eiern für Methylenblau und für Neutralrot beträchtlich erhöht war. Ich selbst hatte in Neapel mehrmals Gelegenheit, mich von der Richtigkeit dieser Angabe zu überzeugen. Die Oozyten waren in der gleichen Farblösung stets sämtlich stärker gefärbt als die gereiften Eier, alle Oozyten unter sich wie auch alle gereiften Eier unter sich dagegen gleich stark gefärbt. — Somit ist der oben mitgeteilte Befund über die Gallerthüllen noch nicht beweisend.

Daß aber das Alter der Gameten tatsächlich als solches die Gallert-hüllengröße in dem Sinne beeinflusst, daß ältere Eier quellbarere Hüllen

haben als jüngere Eier, bestätigen fünf gebohrte *Sphaerechinus* ♀♀, die ich zwei bis dreimal nacheinander zur Ablage spontaner Eier veranlaßte, ohne daß zwischendurch normale Eiablagen stattgefunden hätten (vgl. S. 130). Auch hier stimmten natürlich die Meßzeiten (von der 10. bis zur 25. Minute nach dem Verbringen der Eier in Seewasser) und die sonstigen Nebenumstände überein.

Tabelle 15b. Gallerthüllen von je 50 spontanen Eiern bei aufeinander folgenden Entnahmen vom gleichen ♂. Mittelwerte je zweier Radien, die aufeinander senkrecht stehen, in  $\mu$ .

Datum der ersten Entnahme	Erste Entnahme		Zweite Entnahme		Dritte Entnahme		Zeiträume zwischen je zwei Entnahmen
	$r_1$	$r_2$	$r_1$	$r_2$	$r_1$	$r_2$	
17. XI.	68	62	75	73	—	—	10 Tage
11. XII.	92	89	104	102	—	—	12 Tage
10. I.	101	98	112	110	unmeßbar		13 Tage, 4 Tage
18. I.	89	87	100	98	—	—	14 Tage
1. II.	92	90	102	100	105	104	7 Tage, 7 Tage

Das Bild ist überall das gleiche: bei der zweiten Entnahme quellen die Gallerthüllen schneller als bei der ersten; wo eine dritte Entnahme gelang (♀♀ vom 10. I., 1. II.), da hat die Quellbarkeit noch mehr zugenommen, so daß bei dem ♂ vom 10. I. die dritte Messung gar nicht zu Ende geführt werden konnte. Alle diese Angaben beziehen sich auf Tiere, die nach der vollkommeneren Methode durch Ablassen der Körperflüssigkeit zur Eiablage gezwungen worden waren (S. 129/130): die Gonaden sind also völlig unverletzt geblieben, und ein Kontakt der Eier mit der Körperhöhlenflüssigkeit, wie er in der verletzten Gonade stattfinden und die Quellbarkeit beeinflussen könnte, ist ausgeschlossen. Demnach nimmt die Quellbarkeit der Eier eines bestimmten ♂ sicher mit dem Alter zu, und man muß infolgedessen Eier mit kleiner Gallerthülle für jünger halten als Geschwistereier mit größerer Gallerthülle.

Endlich hatten (Tabelle 15c S. 240) die spontanen Eier von 10 der 12 untersuchten ♀♀ merklich größere Gallerthüllen als die zurückgehaltenen Geschwistereier; bei zwei ♀♀ lagen die Differenzen deutlich innerhalb der Fehlergrenzen (17. XII. ♀ II., 20. I. ♀ II.); diese oder jene der übrigen 10 Differenzen mag auch vielleicht innerhalb der Fehlergrenzen liegen, die sich hier schwer erschöpfend berechnen lassen. Da aber

Tabelle 15c. Gallerthüllen von je 50 spontanen und je 50 zurückgehaltenen Eiern derselben ♀♀ bei gleichzeitiger Entnahme. Mittelwerte je zweier senkrecht aufeinander stehender Radien, in  $\mu$ .

		Spontane Eier		Zurückgehaltene Eier	
		r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>
14. XII.		106	98	92	87
17. XII.	♀ I	100	93	89	82
	♀ II	87	84	86	80
20. I.	♀ I	92	90	80	80
	♀ II	109	106	108	105
	♀ III	100	97	92	90
2. II.	♀ I	130	122	128	120
	♀ II	118	110	112	104
	♀ III	112	100	97	94
	♀ IV	99	92	87	87
10. II.	♀ I	104	100	98	92
	♀ II	97	95	92	90

niemals die spontanen Eier kleinere Gallerthüllen hatten als die zurückgehaltenen, so erscheint der folgende Satz sicher begründet: daß spontane Eier älter sind, als jüngere, wird auch durch die größere Quellbarkeit der spontanen Gallerthüllen im Vergleich zu den zurückgehaltenen erwiesen.

Beim Vergleich von Eiern verschiedener Elterntiere aber wage ich es nicht, obwohl bei Geschwistereiern die Abhängigkeit der Quellbarkeit vom Alter der Eier sicher steht, die Gallerthüllenradien zur Feststellung der mittleren Alter zu vergleichen. Denn die Auffassung liegt nahe, es möchten auch hier störende Faktoren die Beziehung zwischen Alter und Quellbarkeit verwischen, ähnlich wie es bei den Oozytenprozentzahlen verschiedener ♀♀ der Fall war. Daß solche störenden Faktoren individueller Art aber nicht vorhanden seien, ist zum mindesten nicht beweisbar, und mir selbst sogar unwahrscheinlich. Ich verwende deshalb auch das verhältnismäßig umfangreiche Material an Gallerthüllenmessungen nicht zum Vergleich der durchschnittlichen Gametenalter verschiedener Tiere.

An dritter Stelle sind die Kerngrößen der unbefruchteten Eier zu betrachten. Daß sie variieren, daß besonders die ungleicherterige Variabilität gelegentlich nicht unbeträchtlich ist, habe ich im Winter 1910 in Triest an *Strongylocentrotus* ♀♂ erfahren (Koehler 1912). Ich schloß damals aus einem freilich nicht sehr umfangreichen Materiale, daß die Kerne verschiedener ♀♂ im Durchschnitt um so größer sind, je überreifer die Eier waren (beurteilt nach dem Vorkommen zahlreicher degenerierender Eier und von Zerfallsresten toter Eier, sowie dem völligen Fehlen von älteren Oozyten im Ovar), und bestätigte so eine alte theoretische Forderung R. Hertwigs. In Herbsts Bastardierungsversuchen an meinem Objekte fiel nun die Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite, wie er sie durch chemische Einwirkungen („Anstoß zur Parthenogenese“) hervorrief, um so größer aus, je mehr der Eikern durch die angewandten Agentien (Fettsäuren u. a.) vergrößert worden war. Herbst übertrug die so gewonnene Auffassung, die Vererbungsrichtung hänge vom Massenverhältnis der Vorkerne ab, auch auf die normale Bastardierung, um damit die ungleicherterige Variabilität zu erklären (IV, S. 496). Hierbei liegt das Hauptgewicht offenbar auf der Größe des Eikernes, die gegenüber der vermutlich konstant gesetzten Größe des männlichen Vorkernes als variabel zu betrachten ist; denn Herbst mißt dem Sperma, wenigstens in seinen früheren Arbeiten (II, S. 280 C) keine Bedeutung bei der Bestimmung der Vererbungsrichtung bei<sup>1)</sup>. Je größer also die Eikerne sind, um so mütterlicher müssen die Larven ausfallen, wenn Herbsts Übertragung des Experimentalergebnisses auf die normale Bastardierung zu recht bestehen sollte. Würde ferner meine Feststellung von 1910, daß die überreifsten Eier die größten Kerne haben, auch für *Sphaerechinus* gelten, so müßten — falls die Abhängigkeiten der Valenzschwankung und der Entwicklungsfähigkeit der Eier tatsächlich die ein-

<sup>1)</sup> Diese Auffassung kann deshalb nicht richtig sein, weil das Sperma verschiedener ♂♂ mit Eiern desselben ♀ Zuchten von sehr verschiedener Vererbungsrichtung hervorrufen kann. Herbst hat hier die schon durch Doncaster (1904) aufgedeckte Tatsache der verschiedenen Individualpotenz einzelner *Strongylocentrotus* ♂♂ nicht berücksichtigt. Auch an das völlig gleichsinnige Ergebnis Boveris (1903) sei nochmals erinnert, daß sowohl bei Bastardierung (*Sphaerechinus* ♀ · *Strongylocentrotus* ♂<sup>3</sup> oder *Echinus* ♂) wie auch bei artgleicher Befruchtung „verschiedenes Sperma in gleichen Eiern verschiedenen Pigmentgehalt bedingen kann“ . . . und „daß gleiches Sperma in verschiedenen Eiern, sogar solchen von zweierlei Arten, die Pigmentierung in gleicher Weise beeinflusst“. Zusatz bei der Korrektur: Inzwischen hat Herbst selbst anerkannt, daß auch dem Sperma ein Einfluß auf die Vererbungsrichtung zukommt (X, S. 647).

fache Form haben sollten, wie sie in Fig. 7 (S. 227) angenommen wurden: beides eingipfelig symmetrische Kurven, deren Wendepunkte die gleiche Abszisse haben — die überreifsten Eier nach der Theorie von Herbst auch am stärksten mütterlich vererben. Wie man aber aus meinen Versuchen — wiederum die Richtigkeit der Verhältnisse in Fig. 7 vorausgesetzt — schließen müßte, wäre die Valenz der Erbfaktoren bei überreifen Eiern geringer als bei optimal alten Eiern. So scheinen die folgenden Möglichkeiten zu bestehen: Entweder ist die Beziehung des Reifegrades zur Entwicklungsfähigkeit der Eier einerseits, andererseits zu ihrer Valenz komplizierter als in Fig. 7, oder die Beziehung zwischen Kerngröße und Reifegrad ist eine andere, oder Herbsts Übertragung seiner Experimentalergebnisse auf die normalen Bastarde besteht nicht zu Recht<sup>1)</sup>.

Ich habe nun an zahlreichen ♀♀ je 50 Eikerne gemessen. Die unbefruchteten Eier wurden stets genau 10 Minuten nach dem Einbringen in Seewasser mit Pikrinessigsäure fixiert und im Nelkenöltotalpräparat in gefärbtem Zustande (Boraxkarmin) untersucht. Die ganze Vorbehandlung wurde, in gleicher Weise wie ich es 1912 geschildert habe, bei allen Eisätzen in möglichst übereinstimmender Weise ausgeführt, so daß der Schrumpfungskoeffizient beim Vergleich verschiedener Eisätze vermutlich herausfällt.

Die Ergebnisse enttäuschten meine Erwartungen gründlich. Bei dem Vergleich spontaner Eier mehrerer aufeinanderfolgender Entnahmen desselben gebohrten ♀ ergaben sich stets so übereinstimmende Werte, daß die Unterschiede innerhalb der Fehlergrenzen lagen. Ebenso verhielten sich spontane und zurückgehaltene Eier desselben ♀. Ich verzichte deshalb auf die Wiedergabe der entsprechenden Zahlenreihen.

Beim Vergleich der Kerngrößen verschiedener ♀ bevorzugte ich natürlich solche, die bei Befruchtung mit gleichen ♂♂ stark verschieden vererbt hatten. Auch hier ergab sich kein erkennbarer Parallelismus zwischen Kerngröße und Vererbungsrichtung, wie die folgende kleine

<sup>1)</sup> Zusatz bei der Korrektur: Auch hier hat Herbst inzwischen seine Meinung geändert. Er machte, ebenso wie ich, die Erfahrung, daß bei Larven „aus Eiern mit Kernen von anscheinend derselben Größenordnung“ ein deutliches Schwanken der Vererbungsrichtung beobachtet werden kann (X, S. 647). Er erklärt demnach die bei den normalen Bastarden aus nicht vorbehandelten Eiern zu beobachtenden Schwankungen nicht mehr auf Grund seiner Kerngrößenhypothese, deren Gültigkeit er im wesentlichen auf die Bastarde aus vorbehandelten Eiern einschränkt; vielmehr führt er für die normalen Bastarde eine neue Erklärungsweise ein, die im Nachtrage am Schlusse dieser Arbeit dargestellt werden soll (S. 285).

Tabelle (16) an der Hand einiger ausgewählter Fälle zeigen mag. Die zweite Kolumne gibt die Kernvolumina in  $\mu^3$ , dann folgen Mittelwert aus je 50 Messungen (M), kleinster beobachteter Wert (Min.), Variationsbreite ( $\Delta$ ) und Standardabweichung ( $\sigma$ ) für je zwei aufeinander senkrecht stehende Radien ( $r_1$  der größere,  $r_2$  der kleinere). Alle Maße sind in  $\mu$  umgerechnet. Die letzte Kolumne gibt an, ob die beiden verglichenen ♀♀ bei Befruchtung mit Sperma desselben ♂ die *Sphaerechinus*-Merkmale gleich oder verschieden stark vererbten. I > II heißt, das ♀ I habe die *Sphaerechinus*-Eigenschaften stärker vererbt als das ♀ II.

Tabelle 16. Kerngrößen verschiedener *Sphaerechinus*-♀♀.

(Erklärung im Text.)

♀ Nr.	Volumen	$r_1$ (in $\mu$ )				$r_2$ (in $\mu$ )				Vererbungsstärke der beiden ♀♀
		M	Min.	$\Delta$	$\sigma$	M	Min.	$\Delta$	$\sigma$	
20. XI. ♀ I	1164 $\mu^3$	6,8	6,2	1,1	$\pm 0,45$	6,4	5,5	1,6	$\pm 0,43$	♀ I = ♀ II
20. XI. ♀ II	839 $\mu^3$	6,0	5,5	1,2	$\pm 0,42$	5,8	5,3	1,1	$\pm 0,44$	
3. XII. ♀ I	1031 $\mu^3$	6,4	5,7	1,4	$\pm 0,40$	6,2	5,4	1,2	$\pm 0,39$	♀ I >>> ♀ II
3. XII. ♀ II	1065 $\mu^3$	6,4	5,8	1,6	$\pm 0,49$	6,3	5,6	1,4	$\pm 0,42$	
16. X. ♀ I	1110 $\mu^3$	6,7	5,7	1,8	$\pm 0,53$	6,3	5,3	2,0	$\pm 0,50$	♀ I > ♀ II für Gitter. ♀ II > ♀ I für anz. afw.
16. X. ♀ II	637 $\mu^3$	5,5	4,6	1,6	$\pm 0,42$	5,3	4,5	1,5	$\pm 0,50$	
1. VIII. ♀ I	880 $\mu^3$	5,9	4,6	2,3	$\pm 0,50$	} nur 1 Radius gemessen				♀ I = ♀ II
1. VIII. ♀ II	1033 $\mu^3$	6,3	4,6	2,3	$\pm 0,52$					

Am 20. XI. und 1. VIII. vererbten die beiden ♀♀ nahezu vollkommen gleich stark: ihre Kerngrößen unterscheiden sich aber. Am 3. XII. und 16. X. vererbten die beiden Tiere verschieden stark: im einen Falle differieren ihre Kerne ebenfalls (16. X.), im anderen aber nicht (3. XII.), obwohl gerade hier die Unterschiede der Zuchtwerte sehr beträchtlich waren.

Somit scheint hier ein Widerspruch vorzuliegen. 1912 konnte angegeben werden, daß überreife Eier vergrößerte Kerne haben (Kochler 1912), d. h. mit anderen Worten, daß alte Eier größere Kerne haben, als junge. Hier dagegen, in den Neapler Versuchen, finden sich deutliche Differenzen der Kerngröße nicht bei sicherlich verschieden alten Eiern desselben Tieres, andererseits treten gelegentlich Differenzen bei den Kernen solcher ♀♀ auf, deren Eier, dem Verhalten bei der Ba-



stardierung nach zu urteilen, durchschnittlich nahezu gleich alt sein sollten. Dennoch kann ich nicht glauben, in einem der beiden Jahre falsch beobachtet zu haben. Vielmehr erkläre ich mir den widersprechenden Befund aus Neapel in erster Linie dadurch, daß deutliche Kernvergrößerungen als Funktionen des Reifegrades nur bei ganz extrem überreifen Eiern eintreten, wie sie in Triest sicher vorgelegen haben<sup>1)</sup>. Ich komme auch bei den Temperaturverhältnissen (S. 246) noch einmal darauf zu sprechen, daß mir in Neapel so extrem überreifes Material niemals vorgelegen hat, wie es in Triest in den Wintermonaten die Regel bildete.

Daß die Triestiner *Strongylocentrotus* ihre Eier ganz abnorm lange bei sich behalten haben, geht schon aus der großen Anzahl degenerierter und degenerierender Eier hervor, die in der Gonade zu finden waren: ich nahm damals an, die relativ sehr niedere Temperatur möchte die Seeigel an der Ablage der Geschlechtszellen verhindert haben. In Neapel aber sind mir Tiere mit so zahlreichen degenerierten Eiern niemals zu Gesicht gekommen. Hier bildete das Vorkommen einiger Degenerationsstadien im Ovar eine seltene Ausnahme<sup>1)</sup>, artgleiche Befruchtung war stets und Abhebung der Dotterhaut fast stets möglich; in Triest dagegen hatten im Dezember zuletzt die degenerierenden Eizellen bei weitem die Oberhand gegenüber den äußerlich normalen Eiern, es gab ♀, deren äußerlich normale Eier überhaupt keine Befruchtung zuließen, und Dotterhäute wurden zuletzt nur noch unvollkommen oder überhaupt nicht abgehoben. Kurz, die Triester Dezember-Eier waren viel stärker überreif, als es die Neapler Eier jemals gewesen sind. Die in meinen Versuchen wirksamen Altersunterschiede sind offenbar zu gering, um deutliche Kernveränderungen zur Folge zu haben, und die Triester Verhältnisse, die an selten stark überreifen Eiern vergrößerte Kerne zu beobachten gestatteten, bilden einen in Neapel nie verwirklichten Grenzfall. Auch Herbst beobachtete ja die vergrößerten Eikerne unter abnormen Bedingungen, nämlich an Eikernen, die mit Valerian- oder Buttersäure behandelt worden waren.

<sup>1)</sup> Eine weitere von mir in Triest nicht selten beobachtete Erscheinung, nämlich Eier mit dellenartigen Defekten, die ich 1912 als „Beuleneier“ erwähnte, konnte ich ebenfalls in Neapel trotz eifrigen Suchens nach überreifen Eiern niemals finden. — Seit her traf ich in der Literatur zwei ältere Hinweise auf diese Erscheinung an: O. Hertwig (1890) und Löwenstein (1907) sahen beide im Frühjahr, z. T. nach Stürmen, „gebuckelte“ Eier, und zwar bezeichnenderweise beide in Triest.

Somit ist die Kerngröße der unbefruchteten Eier zur Abschätzung ihres Alters unbrauchbar. Denn erstens zeigt sie durch ihre Vergrößerung hohes Alter der Eier nur in seltenen Grenzfällen an, nämlich bei ganz besonders starker Überreife oder nach Behandlung der Eier mit Fettsäuren u. a., zweitens sprechen beim Vergleich der Eikerngrößen verschiedener ♀♀ vermutlich noch andere Faktoren mit, welche die unter normalen Verhältnissen an sich schon undeutliche Beziehung zwischen Alter und Kerngröße noch weiterhin stören.

Ein weiteres, an sich zur Altersbestimmung wirklich geeignetes Merkmal der Eier, nämlich die Anordnung des Pigmentes (Boveri (1901): Die Oozyte des *Strongylocentrotus* hat diffus verteiltes Pigment, das sich mit zunehmendem Alter des gereiften Eies allmählich zum Pigmentring konzentriert), fällt bei *Sphaerechinus* aus, da seine Eier kein Pigment besitzen.

Endlich ist das Eiplasma selbst, so bei *Echinus*-Arten nach Shearer, de Morgan und Fuchs (1914), im Grade seiner Durchsichtigkeit usw. in bestimmter Weise variabel, und diese Veränderungen hängen in so einfacher Weise vom Reifegrade der Eier ab, daß die Autoren bei einiger Übung ohne weiteres auf Grund des bloßen Anblickes der Eier voraussagen konnten, welche Eier langlebige, welche nur kurzlebige Larven liefern würden. Bei *Sphaerechinus* bestehen leider solche leicht erkennbaren plasmatischen Differenzen nicht. Damit ist die Reihe der morphologischen Eimerkmale erschöpft.

Ebenso sind alle die oben aufgezählten entwicklungsphysiologischen Eigenschaften der Eier aus den verschiedensten Gründen zur Altersbestimmung unbrauchbar. — An erster Stelle hoffte ich auf Grund meiner Triester Versuche, in dem Verhalten der Keime gegenüber Wärme und Kälte einen Maßstab ihres Reifegrades zu finden, da in Triest die überreifen Eier sich nur in der Wärme entwickelten, in der Kälte dagegen auf frühen Entwicklungsstadien stehen blieben, obwohl optimal reife Eier hier ebenso gut fort kamen wie in der Wärme. Nur in wenigen Fällen, und zwar ebenfalls im Dezember, traf ich in Neapel auf ein ähnliches Verhalten, daß nämlich die Wärmelarven sich erheblich weiter entwickelten als die Kältelarven; gewöhnlich aber fielen in Neapel sowohl Wärme- wie Kältelarven in gleicher Weise um so schlechter aus, je abweichender die Temperaturen gewählt wurden. In Neapel variierte von Elternpaar zu Elternpaar also nur der Grad der Stenothermie bei konstantem Optimum, in Triest aber wurde der Optimalpunkt der Temperatur selbst verschoben, nämlich gegen die Wärmeseite hin. Auch

diesen scheinbaren Widerspruch möchte ich dadurch erklären, daß mir in Neapel niemals so stark überreifes Material vorgekommen ist wie in Triest. Die wirksamen Altersunterschiede waren in Triest offenbar größer als in Neapel (vgl. S. 244).

Endlich wäre noch eine Möglichkeit zu erwägen, auf welche ebenfalls Herbst hingewiesen hat (IV, S. 496). Nach seiner Vermutung sind überreife Eier solche, die einen Ansatz zu parthenogenetischer Entwicklung — daher die Vergrößerung des Kernes bei überreifen Eiern — gemacht haben. Wenn sich das so verhält, so wäre vielleicht von der Leichtigkeit, mit der sich künstliche Parthenogenese erzwingen läßt, auf den Reifegrad der Eier zu schließen: je geringer der Eingriff, welcher zur Auslösung parthenogenetischer Entwicklung hinreicht, um so überreifer müßten die Eier sein. — Auch dieser Weg ist nicht gangbar; denn auch wenn die Voraussetzungen richtig sind, so kann es zwar bei großem Zeitaufwande gelingen, das Minimum der betreffenden Substanz festzustellen, welches eben genügt, um parthenogenetische Entwicklung auszulösen; ein Vergleich dieser Minimaldosen für zwei verschiedene Tiere aber wäre nur dann von Wert, wenn beide Male die gleiche Prozentzahl von Eiern sich entwickelte und überdies auch gleich gut entwickelte, was natürlich kaum jemals eintreten wird. So ist also die Leichtigkeit, mit der Parthenogenese bei verschiedenen Eisätzen hervorgerufen werden kann, eine kaum exakt vergleichbare Größe. Außerdem aber ist zwar nach meinen eigenen Erfahrungen — wie ich gegenüber den absprechenden Urteilen einiger Autoren über die Brauchbarkeit der Loebischen Vorschriften für die Neapler Seeigel betonen möchte — die Parthenogenese nach Loeb's verbesserter Methode (Dotterhautbildung durch Buttersäure, dann hypertonisches Seewasser) bei *Strongylocentrotus*, d. h. der väterlichen Form meiner Kreuzung, leicht ausführbar; bei *Sphaerechinus* aber gelang mir und ebenso Herbst die künstliche Entwicklungserregung niemals in einigermaßen befriedigender Weise, und nur bei der mütterlichen Form wäre bei meiner Fragestellung die Kenntnis der individuellen Unterschiede bei der künstlichen Entwicklungserregung von Wichtigkeit. Von allen den übrigen variablen entwicklungsphysiologischen Eigenschaften der Eier, die ich auf S. 231/232 aufgezählt habe, konnte ich nur noch eines auf die Art seiner Bedingtheit prüfen, nämlich die Leichtigkeit, mit der Bastardbefruchtung möglich ist. So legte ich zuerst einiges Gewicht auf die Bestimmung der Prozentsätze bastardbefruchteter Eier in Geschwisterzuchten aus Bohrversuchen oder Versuchen mit spontanen und

zurückgehaltenen Gameten. Zwar waren die Prozentsätze in solchen Geschwisterzuchten fast immer verschieden, doch meistens in ungleichsinniger Weise relativ zu den Unterschieden der Zuchtwerte. Die Erklärung dieses unregelmäßigen Verhaltens lernte ich bald, auf Grund der gleichzeitig von Herrn H. M. Fuchs an *Ciona* ausgeführten Versuche, darin kennen, daß bei der Bestimmung der Prozentsätze bastardbefruchteter Eier die Spermakonzentration eine entscheidende Rolle spielt. Nun sind, wie ich bei Herrn Fuchs sah, Spermakonzentrationen nur dann annähernd gleich zu machen, wenn sie äußerst nieder sind; solche niederen Konzentrationen aber liefern bei meinem Objekte fast überhaupt keine Bastardbefruchtungen.

Wie ich endlich der vor kurzem erschienenen Arbeit Boveris (1914) über die Entstehung maligner Tumoren entnehme, ist auch die Leichtigkeit, mit der sich mehrpolige Mitosen durch künstliche Mittel hervorrufen lassen, bei verschiedenen Eiern variabel, und zwar eine Funktion des Alters der Eier, somit also auch des Reifegrades. Boveri schreibt (S. 44): „Je länger eine Eizelle nach Ablauf der Richtungskörperbildung auf ein Spermatozoon warten muß, um so weniger Widerstandskraft zeigt sie, bis sie schließlich zugrunde geht. Ein solches alterndes Ei . . . ist weit empfindlicher gegen schädigende Einflüsse als ein jugendliches. Die Unterdrückung der Plasmadurchschnürung durch die hierfür geeigneten Agentien und also die Schaffung eines Zustandes, der beim nächsten Teilungsschritt zu einer mehrpoligen Mitose führt, läßt sich nach meinen Erfahrungen an einem gealterten Ei erheblich leichter als an einem jugendlichen bewirken“ (von mir gesperrt).

Zusammenfassend läßt sich das Ergebnis dieses Abschnittes in folgender Form ausdrücken:

Die Eier desselben ♀ wie auch verschiedener ♀♀ zeigen in einer großen Reihe von morphologischen Merkmalen und in entwicklungsphysiologischen Eigenschaften ein auffällig variables Verhalten. Daß diese Variabilitäten wenn nicht ausschließlich, so doch zum großen Teile durch die Unterschiede des Reifegrades der Gameten im Zeitpunkte der Untersuchung hervorgerufen werden, ist für sämtliche Merkmale möglich, für einige sehr wahrscheinlich. Sicher sind folgende Merkmale dem Grade ihrer Ausbildung nach Funktionen des Reifegrades: Das Aussehen des Eiplasmas bei *Echinus*-Arten nach Shearer, de Morgan und Fuchs, die Pigmentanordnung

im Ei von *Strongylocentrotus* nach Boveri, ebenso auch die Leichtigkeit, mit der sich mehrpolige Mitosen experimentell hervorgerufen lassen, bei *Sphaerechinus*-Eiern endlich die Quellbarkeit der Gallerthüllen und die Häufigkeit der Oozyten. Letztere zwei Merkmale können unter Einhaltung gewisser Grenzen — niemals beim Vergleich verschiedener ♀♀ — als Kriterien für das Alter der Eier angesehen werden. Die auf diesem Wege gemachten Beobachtungen über das Alter der Gameten widersprechen in keinem Falle den Forderungen, die sich aus dem Verhalten der Gameten bei der Bastardierung für ihr Alter, bzw. ihren Reifegrad ergaben. Auch sie stützen also das Hauptergebnis dieser Untersuchung, die Abhängigkeit der Valenz des Erbfaktorenkomplexes vom Reifegrade der Gameten, bzw. von ihrem Alter.

Es bleibt endlich noch der ebenfalls stark variable Zustand der Gonade, d. h. ihr Füllungsgrad mit entwicklungsfähigen Gameten, das Auftreten sonstiger Einschlüsse usw. zu besprechen. Wie schon auf S. 230 dargestellt wurde, nannte Vernon den Füllungszustand der Gonade mit entwicklungsfähigen Gameten, d. h. den Zustand der Gonade, welcher im Sprachgebrauche als „geschlechtsreif“ bezeichnet wird, den Reifegrad des Tieres und war der Meinung, die *Strongylocentrotus*-Individuen seien im Sommer alle „unreif“ — d. h. mit wenigen entwicklungsfähigen Gameten ausgerüstet, im Winter dagegen reif, d. h. im Besitze zahlreicher entwicklungsfähiger Gameten.

Offenbar aber vermengte<sup>1)</sup> Vernon in seine Vorstellung vom Reife-

<sup>1)</sup> Auf die Unklarheit des Vernonschen Begriffes des Reifegrades machte schon Herbst (II, S. 178 ff.) nachdrücklich aufmerksam, auf dessen Ausführungen ich verweisen darf. Nur in einem Punkte muß ich Herbst widersprechen, welcher nach der Widerlegung der Auffassung von Vernon den „dunkeln inneren Faktor der verschiedenen inneren Reife“ vollkommen aus seinem Gedankengange ausschaltet. Ich glaube auf S. 228 gezeigt zu haben, daß der Begriff des Reifegrades nicht an sich „dunkel“ ist; bei Vernon war er freilich dunkel genug, indem dieser Autor zwei sehr verschiedene Begriffe miteinander vermengte, nämlich 1. den Reifegrad der einzelnen Gameten, bzw. den durchschnittlichen Reifegrad aller Gameten desselben Tieres, 2. den Grad der „Geschlechtsreife“ des Tieres im sprachüblichen Sinne, d. h. den Häufigkeitsgrad von entwicklungsfähigen Geschlechtszellen in der Gonade, den Füllungszustand der Gonade. Der erste Begriff bezieht sich auf den Gameten, der zweite auf die Gonade. Somit sind sie unmöglich gleichzusetzen: ich selbst konnte gelegentlich (in Triest zu Beginn meines Aufenthaltes) beobachten, wie ein maximal mit normal aussehenden Eiern gefülltes ♀, d. h. ein in Vernons Sinne maximal „reifes“ Tier, ausschließlich hochgradig über-



grade (Füllungszustand der Gonade) auch einigermaßen das mit hinein, was ich unter Reifegrad verstehe, d. i. eine Eigenschaft des Gameten. Denn wenn der Reifegrad einen Einfluß auf die Vererbungsrichtung hat, was ja Vernon annahm, so kann Vernon die Ursachen dieser Determinierung der Vererbungsrichtung nicht in der Gonade, sondern muß sie im Gameten gesucht haben.

Vernons Gedankengang ist wohl so zu verstehen, daß er meinte, die Gameten einer gut gefüllten Gonade seien alle in meinem Sinne gleich optimal reif, die wenigen Gameten einer nahezu leeren Gonade dagegen unreif, mit anderen Worten, der Füllungszustand<sup>1)</sup> der Gonade gestatte Rückschlüsse auf den mittleren Reifegrad der Gameten.

Diese Abhängigkeit besteht tatsächlich nicht, wie ich im folgenden zeigen werde. Zweitens sind sicherlich sowohl die Gameten desselben

reife Gameten führte. Beschränkt man aber, wie es in dieser Arbeit geschah, den Begriff der Reife grundsätzlich auf die Gameten, so erscheint er nicht dunkler als beispielsweise der Begriff des Alters eines Organismus, wobei nicht an die durchlaufenen Jahre, sondern an den mit den Jahren erreichten chemisch-physikalischen Zustand der Organzellen gedacht sein soll. Auch diese Zustände können wir vorläufig noch nicht chemisch-physikalisch eindeutig beschreiben, was einer essentiellen Definition des Gametenreifegrades entsprechen würde. Dennoch aber können und müssen wir uns vorstellen, daß ein Organismus im Alter A zu anderen Leistungen befähigt ist als derselbe Organismus 20 Jahre später; ebenso wird ein Gamet vom Reifegrade A einen Keim von anderer Vitalität und prospektiver Potenz aus sich hervorgehen lassen, als er es mehrere Wochen später vermöchte, nachdem sich sein chemisch-physikalischer Zustand (Reifegrad) in bestimmter Weise geändert hat. Daß vom Reifegrade des Gameten zur Zeit der Befruchtung der Gesundheitszustand und die Entwicklungsfähigkeit der Larve abhängt, ist ja von vorneherein ohne weiteres vorstellbar: ein Ei oder Spermatozoon wird bei gestörtem, sagen wir senilem Stoffwechselzustande keine gesunde Larve erzeugen können. Viel weniger war es zu erwarten, daß auch die Valenz der Erbfaktoren sich als abhängig vom Reifegrade erweisen würde; aber da alle meine Versuche, soweit ich sehe, keine andere Deutung zulassen als eben diese, so halte ich es nicht mehr für „eine willkürliche Behauptung, zu sagen, ein bewegliches, morphologisch vollkommen ausgebildetes Spermatozoon brauche trotzdem noch nicht das Maximum seiner Fähigkeit, Eigenschaften zu übertragen, erlangt zu haben“; obwohl noch zu Vernons Zeit dieser damals von Herbst ausgesprochene Satz seine Berechtigung hatte.

<sup>1)</sup> Daneben betrachtete Vernon freilich auch die Larvengröße als Kriterium für den Reifegrad, was nach meiner Ansicht durchaus berechtigt ist, wenn alle Fehlerquellen ausgeschaltet sind. Das war aber bei ihm nicht der Fall; erstens führte er keine Befruchtungen übers Kreuz aus, so daß er väterliche und mütterliche Anteile nicht auseinanderhalten kann, zweitens schaltete er die Temperaturunterschiede nicht aus und fixierte bei jeder beliebigen Temperatur nach acht Tagen. Somit sind seine Angaben über die Larvengröße zur Bestimmung der Entwicklungsfähigkeit der Gameten nicht gut zu verwenden.



Tieres wie auch solche verschiedener Tiere an einem und demselben Tage sehr verschieden reif: die Reifungsverhältnisse liegen also weit komplizierter, als Vernon es annahm. Trotzdem ist Vernon, obwohl demnach seine Auffassung im einzelnen aufgegeben werden muß, der Wahrheit nahe gekommen, indem er die Bedeutung eines „inneren“, d. h. eines innerhalb des Gameten zu suchenden Faktors für die Bestimmung der Vererbungsrichtung erkannte. —

Ich beginne mit einer Schilderung der Gonadenmerkmale, welche von Tier zu Tier variabel sind, um dann weiterhin zu fragen, erstens ob diese verschiedenen Gonadenzustände Rückschlüsse auf das mittlere Alter der Gameten gestatten, zweitens ob sie über die zeitlichen Verhältnisse der Gametenerzeugung etwas aussagen.

Bei äußerer Betrachtung fallen als variable Merkmale zuerst die Größe und die Farbe der Gonade auf.

Die Größe der Gonaden hängt in erster Linie natürlich vom Alter der Tiere ab: bei kleinen, also jüngeren Tieren sind sie nicht nur absolut, sondern auch relativ kürzer als bei größeren, d. h. älteren Tieren, indem sie bei jüngeren meistens vom oralen Pole entfernter endigen, als es bei älteren Tieren der Fall ist. Bei vermutlich gleich alten Tieren variiert der Querschnitt der Gonade der Größe nach, wenigstens bei *Sphaerechinus*, in breiten Grenzen. So fand ich bei normal großen *Sphaerechinus*-Exemplaren gelegentlich Gonaden von der Dicke eines schwachen Bindfadens, während andere, durchaus nicht größere Tiere Gonaden vom 2 qm Querschnitt und darüber aufweisen können. Bei *Strongylocentrotus* dagegen variiert der Gonadenquerschnitt viel weniger; nur im Frühjahr (März bis Mai) findet man auffallend große Querschnitte, sonst bleibt die Größe des Querschnitts eigentlich dauernd nahezu konstant.

Die Farbe der Gonaden von *Sphaerechinus* ♂♂ und ♀♀ wechselt vom schönsten reinen Gelb bis zu schmutzigem Braun, bei *Strongylocentrotus* ♂♂ in nahezu ähnlicher Weise. Bei *Strongylocentrotus* ♀♀ herrschen, solange der Gonadeninhalt in der Hauptsache aus Eiern besteht, rötliche Töne vor, die durch das Eipigment hervorgerufen werden. Wenn die Eier aber selten sind oder ganz fehlen, so sind die Ovarien gelbbraunlich bis schmutzigbraun gefärbt.

Somit kann man aus der Größe der Gonade, besonders auch aus dem Querschnitte, nicht mit Sicherheit auf den Füllungsgrad mit entwicklungsfähigen Gameten schließen, denn zu Zeiten herrschen gewisse andere Zellsorten in der Gonade derart vor, daß auch sie allein die Gonade stark auftreiben können. Ebenso variiert nach Caullery auch

bei *Echinocardium* in Wimereux die Gonadengröße während des Jahres nicht erheblich, obwohl hier sämtliche Tiere im Sommer gleichzeitig maximal geschlechtsreif sind, in Winter dagegen überhaupt keine entwicklungsfähigen Gameten haben.

Die Farbe der Gonade hängt — außer bei geschlechtsreifen *Strongylocentrotus*-♀♀ (vgl. oben) — in der Hauptsache von den gleichen Zellgruppen ab, die bei nicht geschlechtsreifen Tieren durch ihre Ausdehnung das Einschrumpfen der Gonade verhindern. Diese Zellen fielen schon den ältesten Untersuchern auf (R. Koehler, Cuénot [S. 616ff.], Ludwig u. a.): des näheren wurden sie von A. Russo, in neuester Zeit von Caullery und G. Russo untersucht. Es sind dies, im Hoden wie im Ovar, ovale bis runde, gelegentlich auch flaschenförmige Zellen von etwa 20—40  $\mu$  Durchmesser, an welchen man peripher gewöhnlich eine homogene, gelegentlich deutlich amöboide Plasmaschicht unterscheidet, während die inneren Partien außer dem im Leben nicht sichtbaren Kerne noch Einschlüsse verschiedener Art führen, die — offenbar je nach dem Funktionszustande der Zellen — ein sehr verschiedenes Aussehen darbieten. Bald findet man auf das feinste zerstäubte, leicht gelblich gefärbte Granulationen, bald größere oder kleinere Kügelchen von relativ starkem Lichtbrechungsvermögen und nicht selten von leicht grünlicher Färbung, bald zahlreiche farblose Vakuolen von der Größe der Kügelchen, oder auch nur eine einzige, sehr große Vakuole, die dann häufig ein kleines, zentrales Körnchen einschließt; daneben gelegentlich kleinere Randvakuolen. Endlich kann außerdem ein gelbes bis braunes Pigment vorhanden sein, dessen Verteilungsweise, von feinen Körnchen bis zu groben unregelmäßigen Schollen, ebenfalls recht variabel ist. Cuénot (1891) nennt diese Zellen „cellules vitellines“ . . . fabriquant des matières albuminoïdes variées destinées à passer dans le protoplasma des oeufs“. Die „Dotter“-Körnchen dieser cellules vitellines „sont peu à peu digérés par l'oeuf. Sie wären demnach als Nährzellen zu bezeichnen. Genauere Angaben über ihre Funktion machten A. und G. Russo, sowie Caullery. Beide Russos betrachten sie ebenfalls als Nährzellen (cellule nutritive), aber G. Russo in abweichendem Sinne, indem sie nicht den Eidotter, sondern die Gallerthülle des Eies liefern sollen<sup>1)</sup>; Caullery dagegen spricht seine „cellules vésicu-

<sup>1)</sup> Diese Deutung erscheint mir unwahrscheinlich. Es wäre darauf hinzuweisen, daß z. B. die Holothurien, soweit ich unterrichtet bin, zwar Gallerthüllen, aber keine Nährzellen besitzen (Gérould 1896 u. a.). Außerdem fragt man sich auch, was die Nährzellen denn im Hoden für Aufgaben erfüllen, wenn sie ausschließlich Gallerthüllen abscheiden.

leuses" als phagozytierende Elemente an, welche die Aufgabe haben, die Degenerationsprodukte der nicht abgelegten, zerfallenden Gameten zu verarbeiten. Abgesehen von diesen vollkommenen Widersprüchen scheint es keinem der genannten Autoren gelungen zu sein, die verschiedenen oben beschriebenen Stadien, die offenbar in irgend einer bestimmten Reihenfolge von jeder Zelle nacheinander durchlaufen werden, einwandfrei zu seriieren. Caullery wenigstens legt in seiner vorläufigen Mitteilung auf diese Frage wenig Wert, die Seriierungen von A. und G. Russo widersprechen einander in einem wesentlichen Punkte und sind außerdem wohl beide unsicher.

A. Russo sah in Gonaden, die sich zur Geschlechtszellenbildung vorbereiten, die Nährzellen vorwiegend mit nicht färbbaren Kügelchen erfüllt. Später ließen sich die Kügelchen mit Methylenblau sowie Ehrlichs und Heidenhains Hämatoxylin färben: sie sollen dann allmählich in feinere Granula zerfallen. Zuletzt treten die Vakuolen auf. — G. Russo dagegen läßt umgekehrt die feinen granulären Anhäufungen (sie sollen basophil sein) sekundär sich in größere (acidophile) Kugeln verwandeln, die dann endlich die Vakuolen liefern (zuerst so viele kleine, als Kugeln vorhanden waren: die kleinen fließen dann zu einer großen zusammen).

Teils wegen des Widerspruches mit A. Russo, teils auch weil die Arbeit von G. Russo wenig oder nichts Beweisendes für seine Auffassungen beibringt — über die chemische Seite seiner Untersuchungen kann ich nicht urteilen, da ich nur lebendes Material beobachtete — erscheint mir G. Russos Serierung der Nährzellenstadien durchaus hypothetisch zu sein.

Mir selbst gelang es ebensowenig, die Reihenfolge dieser an den Nährzellen zyklisch ablaufenden Vorgänge des genaueren sicherzustellen. Freilich habe ich auch wenig Mühe darauf verwendet, nachdem ich sah, daß bei einem Tier alle erdenklichen Übergangsstadien nebeneinander in höchst wechselnder Anzahl vorkamen, und irgend ein besonders ins Auge gefaßter Typus von Nährzellen weder bei an Geschlechtszellen auffallend reichen oder auffallend armen Gonaden überwog usw., kurz, daß es schwer oder unmöglich sein würde, in diesen höchst variablen Verhältnissen Ordnung aufzufinden, um so mehr, als die Ungleichheit der Füllungszustände der Gonaden verschiedener Tiere am gleichen Tage die Lösung der Frage in Neapel noch schwieriger macht als an nördlicheren Orten wie z. B. Wimereux, wo Caullery arbeitete. Aber auch dort wird sich an dem viel geeigneteren Materiale, das eine einfache Jahresperiodizität

aufweist — geschlechtsreife Gameten treten nur in wenigen Monaten des Frühlings und Sommers auf, alle Tiere haben am gleichen Tage etwa gleich volle Gonaden — zwar vielleicht eine sichere Serierung der einzelnen Bilder erzielen lassen; zur Altersbestimmung der Gameten dagegen kann die gelungene Serierung wahrscheinlich auch in Wimereux nicht nützen. Caullery gibt nämlich an, während des ganzen Jahres fänden sich die gleichen Varianten der Gonadenfarbe: diese aber hängt vom Zustande der „cellules vésiculeuses“ ab, die demnach ebenfalls während des ganzen Jahres in allen möglichen Varianten vorkommen müssen. Da die reifen Geschlechtszellen aber nur in einigen Monaten des Jahres, und zwar bei allen Individuen nahezu gleichzeitig auftreten, so wird sehr wahrscheinlich eine deutliche Beziehung zwischen dem Zustande der Nährzellen und dem durchschnittlichen Reifegrade der Gameten auch in Wimereux nicht bestehen. Auch das Aussehen der Nährzellen liefert demnach, ebenso wie auch Größe und Farbe der Gonade, keine Kriterien für das durchschnittliche Alter der Geschlechtszellen.

Die übrigen noch vorkommenden Einschlüsse der Gonade, insbesondere die Kalknadeln, welche in besonderen Zellen abgeschieden werden und z. B. bei *Strongylocentrotus* klammerförmig, bei *Dorocidaris* stricknadelförmig sind, treten zu selten auf, um ernstlich in Betracht gezogen zu werden.

So bleibt nur das Häufigkeitsverhältnis von Nährzellen einerseits, Geschlechtszellen andererseits übrig, um abzuschätzen, wie weit eine Gonade in der Erzeugung von Geschlechtszellen fortgeschritten ist. In dieser Richtung vermag ich auch bestimmte Aussagen zu machen, da ich Gonadenstücke (stets aus verschiedenen Gonadenregionen) jedes Versuchstieres im Zupfpräparat lebend zu untersuchen pflegte. — Hier lehren die übersichtlicheren Verhältnisse an Formen mit einer Jahresperiodizität (Caullery: *Echinocardium* in Wimereux) sehr eindrucksvoll, daß ein Tier um so mehr Nährzellen hat, je weniger „geschlechtsreif“ es ist, d. h. je weniger es mit entwicklungsfähigen Geschlechtszellen erfüllt ist; da auch die umgekehrte Beziehung gilt, so wird leicht verständlich, daß die Gonadengröße nahezu konstant bleiben muß, denn ihre Füllung bildet die Summe aus Nährzellen und Geschlechtszellen: diese Summe ist aber konstant; sinkt der eine Summand, so nimmt der andere zu. In den Wintermonaten (völliges Fehlen entwicklungsfähiger Gameten, maximale Ausbildung der Nährzellen) beginnt bei *Echinocardium* in Wimereux die Bildung der neuen Generation von Geschlechtszellen; je weiter sie fortschreitet, um so seltener werden die Nährzellen.

In der Zeit der Geschlechtsreife der Seeigel (April bis Juli) sind sie recht selten und erfahren ihre höchste Rückbildung zur Zeit der maximalen Geschlechtsreife (maximale Anzahl entwicklungsfähiger Gameten, Mai), um dann<sup>1)</sup> gegen den Winter zu allmählich wieder bis zu ihrem Höchstwerte anzusteigen, der etwa im Dezember erreicht wird.

In Wimereux ist also bei *Echinocardium* auf geschlechtsreife Gameten nur in etwa vier Monaten zu rechnen; im Rest des Jahres findet man nur nicht befruchtungsfähige junge Geschlechtszellen oder zerfallene tote Gameten, und Nährzellen. Alle gleichzeitig gefangenen Tiere zeigen ungefähr das gleiche Bild. Ebenso liegen die Verhältnisse für *Echinus* in Plymouth, wie mir Herr H. M. Fuchs mitteilte. Hier und wohl bei allen Echiniden der nördlicheren Zonen wird eine Jahresperiode der Geschlechtsreife gleichzeitig von sämtlichen Individuen durchlaufen. Auch hier aber sind natürlich die einzelnen Gameten derselben Gonade verschieden alt, da sie die Reifungsteilungen nicht gleichzeitig durchmachen.

Ein ganz anderes Bild bietet sich dem Beobachter in Neapel dar. Hier findet man bekanntlich zu allen Jahreszeiten Tiere mit befruchtungsfähigen Gameten, wenn auch in verschiedenen Prozentsätzen. Dieses Verhalten kann auf verschiedene Weise zustande kommen. Erstens könnten die Neapler Seeigel ebenfalls eine Jahresperiodizität haben, nur müßte die Zeit der Geschlechtsreife bei den verschiedenen Tieren gegeneinander verschoben sein. Nimmt man, analog den Verhältnissen in Wimereux, eine dreimonatliche Geschlechtsreife an, so könnte beispielsweise eine Gruppe von Strongylocentrotus von März bis Juni, eine zweite von Juli bis Oktober, eine dritte von Oktober bis Dezember maximal geschlechtsreif sein, die übrige Zeit aber keine entwicklungsfähigen Gameten führen. Natürlich könnte sich aber die Dauer der Geschlechtsreife auch gegenüber der in nördlichen Breiten eingehaltenen Zeit verlängert haben (sechs Monate oder dergl.). — Zweitens aber könnten die südlichen Formen die Dauer der Periode (1 Jahr) verkürzt haben, so daß sie etwa zwei-, drei- oder gar viermal im Jahre zur Bildung neuer Gametengenerationen schritten und demnach jährlich ebensovielen Maxima der Füllung mit entwicklungsfähigen Gameten beobachten ließen. Drittens endlich könnte das Prinzip der schubweisen Erzeugung von Gameten überhaupt aufgegeben sein,

<sup>1)</sup> In dieser Zeit werden nicht alle Gameten abgelegt und degenerieren in der Gonade. Die Zerfallsprodukte werden von den Nährzellen phagozytiert.



so daß also unablässig stets ebenso viele Gameten abgelegt, als neu gebildet wurden.

Um diese Frage mit Sicherheit zu entscheiden, erscheint ein sehr großes Material notwendig. Ich konnte dank dem großen Entgegenkommen, mit dem mir besonders von *Strongylocentrotus* jederzeit zahlreiche Tiere zur Verfügung gestellt wurden, wenigstens zu Wahrscheinlichkeitschläüssen kommen. Im ganzen habe ich während eines Jahres etwa 900 *Strongylocentrotus*-Individuen untersucht: die Anzahl der *Sphaerechinus*-Exemplare war aber bedeutend geringer.

Auf eine tabellarische Übersicht der Befunde möchte ich verzichten, da die Zahl der in jedem Monat untersuchten Tiere gar zu verschieden ist. — Sicher ist, daß man Tiere mit befruchtungsfähigen Gameten zu jeder Jahreszeit findet, sowohl bei *Sphaerechinus* wie bei *Strongylocentrotus*. Bei *Strongylocentrotus* liegt das Maximum der Geschlechtsreife im März und April. Um diese Zeit sind nahezu sämtliche Individuen maximal mit befruchtungsfähigen Gameten gefüllt und Nährzellen kommen im allgemeinen nahezu überhaupt nicht vor: nur in den äußersten Enden der blinden Terminalschläuche findet man gelegentlich einige in geringer Anzahl, d. h. in dem Bereiche der zurückgehaltenen Gameten. Schon gegen Ende April und besonders im Mai erhielt ich nicht selten Tiere mit wenigen normalen Gameten, bei welchen Nährzellen und zerfallene Geschlechtszellen vorkamen. Ihre Zahl nahm schnell zu; am 24. V. fand ich zum erstenmal ein Tier, dessen prall mit Nährzellen und kreisenden Gewebselementen gefüllte Gonaden eine Bestimmung des Geschlechtes unmöglich machten; denn sowohl Eier (ebenso jüngste Oozyten, die bekanntlich jederzeit leicht zu erkennen sind), wie auch Spermatozoen fehlten völlig. Da man Spermatozoen vielleicht übersehen könnte, brachte ich in ähnlichen Fällen stets befruchtungsfähige Eier mit dem zu untersuchenden Inhalte der Gonade zusammen und stellte nach vier bis sechs Stunden fest, ob Befruchtungen eingetreten seien, was bei dem genannten Tiere nicht der Fall war. Am 27. VI. fand ich unter 20 untersuchten *Strongylocentrotus* nicht weniger als 8, die in gleicher Weise überhaupt keine Gameten führten. Daneben aber kamen bis zum August stets auch Tiere vor, die neben vielen Nährzellen einige Gameten aufwiesen, und selbst einige solche, die maximal mit Gameten gefüllt waren. Freilich ganz nährzellenfreie Tiere wie im April oder März fanden sich um diese Jahreszeit nie. Ebenso fehlten besonders im Juni und Juli bei den frisch eingebrachten ♀♀ Oozyten nahezu vollkommen, während sie



im März und April, auch noch im Mai stets, wenn auch verschieden häufig vorkamen; eine Regelmäßigkeit bestand auch hier freilich nicht: so fand ich als höchste Zahl im April 10%, im Mai aber (1 Fall) 56% Oozyten. Im Herbst nahm bei *Strongylocentrotus* die Menge der Oozyten wie auch der Spermatozyten deutlich zu. So hatten 20 ♀♀ im November durchschnittlich 18% Oozyten, die geringste Zahl war 7%, die höchste 72%. In keinem anderen Monate fand ich bei *Strongylocentrotus* so viele Oozyten. Die Menge der Nährzellen nahm allmählich etwas ab. Tiere ganz ohne Nährzellen mit nur reifen Gameten fand ich zum erstenmal seit dem Frühjahr wieder am 10. X. und 20. XI. Im Januar und Februar ging es dann merklich und rasch auf das Frühlingsmaximum der Geschlechtsreife los.

Somit bestätigt sich das Vernonsche Durchschnittsergebnis ungefähr: *Strongylocentrotus* ist im Frühjahr maximal geschlechtsreif, d. h. maximal mit entwicklungsfähigen Gameten erfüllt, minimal dagegen im Spätsommer. Im einzelnen aber finden sich zu viele Abweichungen, als daß man diesem Satze einige Bedeutung zumessen könnte. Am 1. VIII. fand ich z. B. auf 14 untersuchte Tiere 7 mit ausgesprochen „guten“ Gonaden, am 14. VII. auf 20 Tiere 12 „gute“, 2 „sehr gute“, am 14. X. gar 13 „gute“, davon 4 „sehr gute“ auf 20 (unter „gut“ wurde der Füllungsgrad mit befruchtungsfähigen Gameten verstanden).

Wollte man nun etwa meinen, alle Neapler *Strongylocentrotus* hätten eine Jahresperiode, würden also nur einmal im Jahre maximal geschlechtsreif sein, so müßte für alle Tiere das Maximum der Geschlechtsreife im März und April liegen und würde dann bei den einzelnen Tieren sehr verschieden rasch abklingen. Demnach müßten also die einen Tiere nur 2 Monate, andere aber 3, 4, 5, ja bis 8 oder 9 Monate lang im Stadium maximaler Geschlechtsreife verharren. Daß die einzelnen Gameten so lange entwicklungsfähig bleiben, wäre eine absurde Annahme. Demnach muß diese Vorstellung aufgegeben werden.

Eine gelegentliche Beobachtung wird, wie ich glaube, auf den wahren Sachverhalt hinführen.

Am 12. V., d. h. während des deutlichen Beginnes des Niederganges der Geschlechtsreife, erhielt ich 60 *Strongylocentrotus* von Trenta-remi, die ich in einem großen Aquarium unterbrachte. Am gleichen Tag untersuchte ich 20 davon: 2 waren maximal mit reifen Gameten gefüllt und praktisch ohne Nährzellen, 14 hatten mehr Nährzellen als Gameten, die Gameten waren z. T. in beginnender Degeneration, 4 hatten außer Nährzellen nur noch degenerierende Ga-

meten. — Am 24. VI., also nach anderthalb Monaten, untersuchte ich weitere 20 Tiere aus demselben Aquarium. Diese hatten sämtlich bedeutend mehr reife Gameten als Nährzellen, 14 von ihnen waren nahezu als maximal reif zu bezeichnen: ein um so auffälligeres Verhalten, als draußen in Trentaremi unterdessen der Zustand der Gonaden, wie oben angegeben, sich bedeutend verschlechtert hatte. Die übrigen 8 Tiere (12 starben zu verschiedenen Zeiten) untersuchte ich einzeln nacheinander bis zum 1. VIII: es schien, als ob der Füllungsgrad mit reifen Gameten immer noch zunähme, die letzten drei Tiere waren sämtlich nahezu optimal gefüllt. Während ihres Lebens im Aquarium hatten die Tiere sehr gut Ulva gefressen, und keines von ihnen hatte abgelaicht. Die Temperatur war etwas niedriger als draußen in Trentaremi. — Daß ich nun am 12. V. zufällig gerade 20 besonders „schlechte“ Tiere ausgelesen hätte, ist ausgeschlossen. Vielmehr müssen die an diesem Tage getöteten Tiere durchschnittlich ebenso geschlechtsreif gewesen sein wie die 40 überlebenden. Diese haben demnach in anderthalb bis zwei Monaten eine Periode starker Geschlechtszellenbildung durchgemacht. Ich möchte demnach annehmen, daß bei hoher Temperatur etwa zwei Monate genügen, um ziemlich leere Seeigel wieder maximal mit entwicklungsfähigen Gameten anzufüllen. Bei niedriger Temperatur würde der gleiche Vorgang, wenn man das Gesetz von van't Hoff berücksichtigt, etwa vier Monate oder mehr dauern, was mit den Winterbeobachtungen im Freien übereinstimmen würde. Daß aber die genannten Aquariumstiere im Juli und August um so viel voller waren als gleichzeitig draußen gefangene, kann wohl nur daran liegen, daß die Seeigel in Trentaremi ablaichten, was im Aquarium gehaltene Tiere außer vor dem Absterben nach meiner Erfahrung niemals tun.

Somit steht wohl fest, daß die Ausbildung einer neuen Geschlechtsgeneration im Winter etwa vier Monate dauert (Caullery [*Echinocardium*], Shearer, De Morgan und Fuchs [*Echinus*], sowie *Strongylocentrotus*), im Sommer aber im Höchstfalle wohl nur zwei Monate in Anspruch nimmt.

Will man auf Grund dieser Tatsache die oben beschriebenen Füllungsverhältnisse verstehen, wie sie in den einzelnen Monaten beobachtet wurden, so müßte man ferner wissen, wann die Seeigel ablaichen. Diese Frage ist nun auf Grund von Aquariumsbeobachtungen nicht zu entscheiden, da ja, wie schon oftmals erwähnt, Aquariumstiere außer vor dem Absterben niemals ablaichen und es auch nicht gelang, den zur Ablage führenden adäquaten Reiz aufzufinden.

Somit ist man hier vollkommen auf Vermutungen angewiesen. — Recht häufig begegnet man bei den Fischern, die *Strongylocentrotus* auf den Markt bringen, wie auch bei manchen Forschern der Vorstellung, die Seeigel laichten stets bei Vollmond ab. Derartige Abhängigkeiten des Laichgeschäftes von kosmischen Einflüssen sind ja bei Polychaeten mehrfach sichergestellt (Palolowurm; *Nereis* nach Hempelmann). So sollen auch die *Strongylocentrotus*, deren Gonaden gegessen werden, um Vollmond herum an gewissen Orten (Marseille z. B.) einen höheren Marktpreis haben, weil die Gonaden dann umfänglicher seien<sup>1)</sup>. Das ist nun in Neapel nicht der Fall, wie ich durch wiederholtes Nachfragen feststellen konnte. Ebenso ließen vergleichende Untersuchungen von je 20 Tieren, die ich alle fünf Tage durch zwei Monate hindurch (November, Februar) vornahm, weder in der Zusammensetzung des Gonadeninhaltes, noch auch der Gonadengröße, irgend welche regelmäßigen Schwankungen erkennen. Sollte also die genannte Vorstellung richtig sein, was, angesichts der Erfolglosigkeit meiner Bemühungen um den adäquaten Reiz zur Ablage, nicht unmöglich ist, so dürften die Tiere in Neapel im Freien zur Vollmondszeit jedesmal nur einen kleinen Teil ihrer Gameten ablegen; die gegenteilige Angabe von Herbst (II), daß die Tiere regelmäßig alle Gameten auf einmal ablegten, kann sich erstens nur auf nicht beweiskräftiges Aquariumsmaterial beziehen, zweitens zeigte mir die Untersuchung der wenigen Tiere, die in meinem Aquarium kurz vor ihrem natürlichen Tode ablaichten, daß ihre Gonaden nach dem Tode der Tiere noch viele reife Gameten enthielten.

Diese ganzen Ausführungen sind zu ungewisser Art, um daraus feste Schlüsse über die Art und Weise einer Periodizität in der Geschlechtszellenbildung der Seeigel zu ziehen. Immerhin hoffe ich, mit folgenden Annahmen der Wahrheit am nächsten zu kommen. Alle *Strongylocentrotus* bilden vom November ab bis zum Februar in ziemlich gleichmäßigem Tempo Geschlechtszellen aus; im März und April haben dann sämtliche Tiere das Maximum der Geschlechtstätigkeit erreicht; was etwa abgelaiht wird, ist durch den Nachschub neuer Geschlechtszellen vollauf gedeckt. Gegen den Mai hören nach der letzten Ablage manche Tiere mit der Neubildung von Geschlechtszellen völlig auf, andere aber legen teils besonders wenig ab, teils dauert bei ihnen der

<sup>1)</sup> Wie mir Herr Dr. Runnström aus Monaco freundlicherweise mitteilte, hörte er derartige Angaben von Fischern verschiedener Plätze — sogar in der antiken Literatur findet sich schon, wie mir erzählt wurde, eine ähnliche Angabe, der ich aber leider nicht habhaft werden konnte.

Nachschub neugebildeter Zellen an: ja es wäre sogar möglich, daß Tiere mit zwei Produktionsperioden vorkämen, die also nach einer Zeit völliger Unfruchtbarkeit etwa beispielsweise im Juli oder August wieder Geschlechtszellen in größerer Anzahl hervorzubringen begönnen, im September oder Oktober maximal geschlechtsreif wären und vom November ab vielleicht eine neue Generation von Geschlechtszellen bildeten. Im einzelnen herrscht dabei offenbar wenig Synchronie. Es leuchtet aus all diesen Verhältnissen ein, daß mehrere an einem Tage gefangene Tiere sehr verschieden zahlreiche reife Geschlechtszellen haben können, und das zwar, außer etwa in der Zeit der allgemeinen maximalen Reife (März, April), zu allen Jahreszeiten.

Bei *Sphaerechinus* nun liegen die Verhältnisse etwas anders, wie es ebenfalls bereits Vernon aufgefallen ist. Er deutet an, der Grad der Geschlechtsreife bei dieser Form bleibe das ganze Jahr hindurch nahezu unverändert. Ich kann diese Auffassung insofern bestätigen, als ich während des ganzen Jahres niemals Tiere fand, die überhaupt keine Geschlechtszellen aufwiesen, so daß man ihr Geschlecht nicht hätte bestimmen können, welcher Fall ja bei *Strongylocentrotus* nicht ganz selten, besonders im Sommer, eintrat. Immerhin variierte auch bei *Sphaerechinus* die Häufigkeit der Oozyten, sowie die Menge der Nährzellen etwas in den verschiedenen Monaten, wenn auch in weit geringerem Grade als bei *Strongylocentrotus*. Die meisten maximal gefüllten Tiere fand ich von Ende Mai bis in den Hochsommer hinein, im ganzen übrigen Jahre neben zahlreichen ebenfalls maximalen Tieren auch solche mit höheren Prozentsätzen von Nährzellen. Besonders zahlreiche Zeichen des Beginnes einer neuen Bildungsperiode fand ich hier im Januar (55%, 48%, 60% Oozyten). Im ganzen glaube ich, daß bei *Sphaerechinus* die jährlichen Schwankungen deshalb viel niedriger ausfallen als bei *Strongylocentrotus*, weil hier ein regelmäßigerer Ersatz der abgelegten Gameten durch neugebildete stattfindet. In dieser Vermutung bestärkt mich ein weiterer Befund: die durchschnittliche Prozentzahl von Oozyten aller überhaupt untersuchten Tiere ist bei *Sphaerechinus* etwas höher als bei *Strongylocentrotus*.

Fasse ich das Gesagte zusammen, soweit es zur Erklärung der Vererbungsversuche wesentlich erscheint, so ließe sich etwa folgendes aussagen: Die Zeit, wo die Gonaden bei möglichst vielen Tieren maximal mit befruchtungsfähigen Gameten gefüllt sind, ist bei *Strongylocentrotus* das Frühjahr, bei *Sphaerechinus* der

Hochsommer. Besonders wenige geschlechtsreife Tiere findet man bei *Strongylocentrotus* im Hochsommer, bei *Sphaerechinus* eigentlich niemals in ausgesprochenem Maße. Der Grad der Füllung mit befruchtungsfähigen Gameten aber ist für die Vererbungsverhältnisse gänzlich gleichgültig. Vielmehr kommt alles darauf an, ob die ganz jungen, eben befruchtungsfähig gewordenen, oder die besonders lange in der Gonade zurückgehaltenen Gameten überwiegen, oder aber solche mittleren Alters. Das hängt aber nicht vom Füllungsgrad ab, sondern erstens von dem Zeitraum, der zwischen je zwei Ablagen verstreicht, zweitens von der Schnelligkeit, mit der neue Geschlechtszellen entstehen, drittens von der Menge von Geschlechtszellen, die jedesmal abgelegt werden. Über alle diese Verhältnisse wissen wir bisher noch nichts Genaueres, sondern können nur Vermutungen darüber anstellen.

Jedenfalls wäre es völlig verfehlt, wenn man darauf hinweisen wollte, daß die meisten der in diesem Abschnitte gemachten Angaben über den Füllungsgrad der Gonaden mit befruchtungsfähigen Gameten, mit anderen Worten über den Grad der „Geschlechtsreife“ der Gonaden, sich mit den alten Angaben Vernons decken, daß trotzdem aber in meinen Versuchen von einem Saisondimorphismus nichts zu bemerken war, obwohl er nach Vernon hätte beobachtet werden müssen. Es hängt eben die Vererbungsrichtung nicht von der Geschlechtsreife der Gonaden ab, sondern vielmehr vom mittleren Reifegrade der Gameten, welche gleichzeitig in der Gonade enthalten sind. Dieser aber kann nur dann ausnahmslos dem Füllungsgrade der Gonaden direkt proportional sein, wenn die Ablagen und die Neubildung junger Gameten stets nach einem unabänderlich festgelegten Verhältnis vor sich gehen. Daß dies aber nicht der Fall ist, dafür sprechen alle oben aufgeführten Beobachtungen.

Es ist somit wertlos, die Bilder von solchen Gonaden miteinander zu vergleichen, die am gleichen Tage sehr verschieden stark vererbt, weshalb ich auch das ziemlich umfangreiche in dieser Hinsicht gesammelte Material nicht mitteile.

Wenn es mir demnach keineswegs gelungen ist, die zeitlichen Verhältnisse, in denen die Geschlechtszellenbildung der Seeigel erfolgt, im einzelnen aufzuklären, noch auch alle die besprochenen morphologischen Merkmale und entwicklungsphysiologischen Eigenschaften, die an den Gameten variabel sind, restlos auf ihre Ursachen zurückzuführen,



so ist doch keine einzige Tatsache zutage gekommen, die mit der in den vorigen Kapiteln entwickelten Theorie der Variabilitätsursachen in Widerspruch stünde: vielmehr ließ sich die Theorie mit denjenigen Verhältnissen, welche sich in diesem letzten Kapitel überhaupt aufklären ließen, ausnahmslos in guten Einklang bringen.

## F. Allgemeiner Teil.

Im speziellen Teile wurde aus der Tatsache, daß Gametensätze desselben Tieres, wenn sie im Durchschnitt verschieden alt sind, die Artmerkmale verschieden stark vererben, auf das Bestehen einer Abhängigkeit der Valenz der Erbfaktoren im Gameten von seinem Alter geschlossen. Obwohl nämlich ein Tier verschiedene Gametensorten bilden könnte, die sich im Erbfaktorenbestande unterscheiden, so müssen diese Gametensorten in verschiedenen Gametenmengen desselben Tieres doch stets in den gleichen Prozentsätzen vertreten sein: die verschiedenen Sätze von Geschwistergameten sind also in Johannsens Ausdrucksweise isogen, d. h. genotypisch gleich. Wenn sie trotzdem die Artmerkmale verschieden stark vererben, so muß daraus auf eine Variabilität der Valenz der Erbfaktoren geschlossen werden.

Eine derartige Auffassung läuft nun bekanntlich der augenblicklich herrschenden Richtung in der Vererbungslehre zuwider. Sobald nämlich die Valenz eine variable Größe ist, hört die Möglichkeit auf, die mendelistischen Zahlenverhältnisse mit Sicherheit voranzuberechnen. So hat man versucht, auch in den Fällen, wo der Gedanke an eine variable Valenz eines Erbfaktorenpaares die nächstliegende Erklärung zu sein schien — nämlich bei multiform intermediärer Vererbung eines Merkmales — andere Erklärungsmöglichkeiten zu finden, welche konstante Dominanzverhältnisse anzunehmen gestatteten. Das gelang durch die Polymeriehypothese: Die Ausbildungsstärke des Merkmales hängt ab von mehreren Erbfaktorenpaaren, die unabhängig spalten und deren jedes ein konstantes Valenzverhältnis hat. Daß diese Auffassung in Fällen wie denen von Tine Tammes (vgl. S. 185), Nilsson-Ehle und vielen anderen das Richtige trifft, ist kaum zu bezweifeln. So habe ich denn auch bei meinem Objekte eine Mitbeteiligung dieses Erklärungsprinzipes keineswegs ausgeschlossen. Zweifellos können beim Entstehen von gleichelteriger Variabilität mehrere Erbfaktorenpaare für jedes einzelne Merkmal zusammenwirken, so daß die Geschwistervarianten im



Sinne Baur's verschiedene Kombinationen sind, sich also genotypisch unterscheiden. Diese Möglichkeit kann nur durch Aufzucht späterer Generationen entschieden werden. Daß aber in dem Vorkommen verschiedener Kombinationen nicht die einzige Ursache der Variabilität zu erblicken ist, sondern daß — entweder außerdem oder aber ausschließlich — der verschiedene Reifegrad der Gameten zur Zeit der Befruchtung eine entscheidende Rolle spielt, das läßt sich schon aus der Beschreibung allein der  $F_1$ -Generation mit Sicherheit nachweisen.

Johannsen behandelt die Möglichkeit einer variablen Valenz der Erbfaktoren in seinem Lehrbuche (S. 551—553, 606—618) kurz und ablehnend: „Alles in allem ist es also noch zweifelhaft, ob wir mit dem Potenzbegriff operieren müssen“ (S. 617). „Resümierend können wir demnach sagen, daß die Annahme einer variablen „Potenz“ oder Aktivität der genotypischen Elemente auf dreierlei Erfahrungen beruhen kann: Erstens auf Resultaten von Experimenten mit unreinem, unkontrolliertem Material, zweitens auf Anwesenheit von zahlreicheren genotypischen Elementen, als a priori in die Rechnung eingeführt wurden; und drittens auf Induktionserscheinungen im physiologischen Sinne des Wortes. Ferner könnten auch rein phänotypische Fluktuationen eine solche Annahme veranlassen. Vertiefte Analyse muß in jedem Falle hier abgewartet werden.“

Die letzte Annahme phänotypischer Fluktuationen entspricht, auf meinen Fall angewandt, der Meinung Doncasters, der Bastardcharakter sei ausschließlich deshalb scheinbar variabel, weil die Larven verschieden gesund seien. Ich habe die Unhaltbarkeit dieser Anschauung nachgewiesen; in meinen Versuchen wurde ja nur die Variabilität gleich gesunder Larven miteinander verglichen. — Gegen die ersten drei Einwände aber muß ich mich nochmals rechtfertigen, da sie bei meinem Objekte auf den ersten Blick sämtlich zu Recht zu bestehen scheinen, indem ich nur  $F_1$  untersuchte: Vielleicht war mein Material „unrein“, sicher jedenfalls unkontrolliert; ich weiß nicht mit Sicherheit, ob verschiedene Elterntiere anisogen oder isogen waren. Ferner habe ich über die Anzahl der zu berücksichtigenden Erbfaktoren überhaupt keine Annahmen gemacht, und endlich konnte ich Induktionserscheinungen weder im physiologischen Sinne (etwa wie bei Wolterecks Daphniden, vgl. S. 276), noch im genotypischen Sinne des Wortes (wie in Towers *Leptinotarsa*-Versuchen) ausscheiden, da aus äußeren Gründen Versuche nach Towers Vorbilde mit den geschlechtsreifen Seeigeln nicht angestellt werden konnten.

Trotzdem ist in meinem Falle keiner der Einwände Johannsens stichhaltig, obwohl nur die  $F_1$ -Generation vorlag. Meine hauptsächlichste positive Angabe war ja die, daß ich eine Valenzschwankung in Abhängigkeit vom Reifegrade des Gameten nachgewiesen hätte. Das zur Stütze dieses Satzes verwendete Material waren Sätze von Geschwistergameten, in gleichelterigen Versuchen, d. h. dieses Material war rein; denn verschiedene Gametensätze desselben Tieres, im Vergleich miteinander, sind isogen, d. h. genotypisch gleich. Somit entfällt auch der zweite Einwand Johannsens: Wenn die Erbfaktoren bei spontanen und zurückgehaltenen Gameten die gleichen sind, so bleibt es gleichgültig, ob deren viele oder wenige angenommen werden, solange sie nur gleich sind. Somit könnte nur noch die dritte Möglichkeit, Induktion der Geschlechtszellen in den Elterntieren durch äußere Milieufaktoren, störend eingegriffen haben.

Wenn ich mich bei diesem Punkte ebenfalls auf die wichtigste Frage, die der gleichelterigen Variabilität beschränke, so reicht, wie bereits auf S. 209, 210 gezeigt wurde, die Annahme von Induktionswirkungen nicht hin, um für sich allein die Versuchsergebnisse mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten, geschweige denn die Bohrversuche zu erklären. So fällt die Wahl zwischen der einstweilen rein hypothetischen Annahme von Induktionserscheinungen einerseits, andererseits der sämtliche Versuche restlos erklärenden Valenzschwankung, nicht schwer.

Somit läßt sich bei meinem Objekte wohl keiner der vier Einwände Johannsens gegen die Annahme einer variablen Valenz der Erbfaktoren, als Funktion des Reifegrades der Gameten, ins Feld führen.

Ich gehe zur Erörterung der Frage über, in welche Kategorie der Variabilitätsursachen (vgl. S. 9/10 der Einleitung) die Valenzschwankungen einzuordnen sind.

Da die Einzelvarianten, soweit sie die Unterschiede der mittleren Vererbungswerte junger und alter Geschwistergameten hervorrufen, isogen, also keine Kombinationen sind, so können sie, insofern sie infolge der variablen Valenz der Erbfaktoren entstanden, nur entweder Modifikationen oder Mutationen im Sinne Baur's sein. Zur sicheren Entscheidung wären über mehrere Generationen ausgedehnte Erbliehkeitsversuche erforderlich, deren Durchführbarkeit bei meinem Objekte einstweilen zweifelhaft ist. Somit muß ich mich auf Vermutungen beschränken.

Auf jeden Fall müssen, der allgemein herrschenden und gut begründeten Auffassung zufolge (vgl. S. 186 187), die Erbfaktoren in den Chromosomen der Geschlechtszellen lokalisiert werden.

Es fragt sich nun weiterhin, an welchem Zellbestandteil sich die chemisch-physikalischen Veränderungen abspielen, die ich als das Wesen des verschiedenen Reifegrades auffaßte. Die morphologischen, wie auch manche entwicklungsphysiologische Beobachtungen an den Geschlechtszellen (vgl. S. 231—248) sprechen sämtlich dafür, daß das Protoplasma dabei in hervorragender Weise beteiligt ist. Dann würde also das Plasma durch seine Veränderungen sekundär die Erbfaktoren in den Chromosomen beeinflussen: das Plasma müßte als Milieu gegenüber den Erbfaktoren bezeichnet werden. Diese Auffassung ist neuerdings mehrfach vertreten worden; als Gewährsmann möchte ich Shull anführen, der auf Grund seiner Vererbungsstudien an Rädertieren dem Plasma Milieueinflüsse auf die Erbfaktoren zuschrieb.

Bei der Kreuzung zweier reiner Linien von *Hydatina* waren die beiden reziproken  $F_1$ -Generationen matrokin, also verschieden, obwohl sie als reziproke Kreuzungen isogen sein mußten. Somit lag der Verdacht nahe, das verschiedene Ei-Plasma beeinflusse den gleichen Erbfaktorenkomplex in verschiedener Weise. Wurden nun die beiden reziproken  $F_1$ -Generationen jede für sich durch Inzucht fortgepflanzt, so verschwand in  $F_2$  die Verschiedenheit. Hier hat nun weiterhin nach Shulls Auslegung umgekehrt der beidemal gleiche Erbfaktorenkomplex die beiden ursprünglich verschiedenen Plasmen gleich gemacht. „In this case it seems necessary to regard the cytoplasm as part of the environment of the zygote.“

Wenn andererseits G. und P. Hertwig, die ebenfalls ungleiche reziproke  $F_1$ -Bastarde (Knochenfische) untersuchten, schreiben: „Erst dann würden wir eine Mitbeteiligung des Protoplasmas an der Übertragung der Arteigenschaften als erwiesen annehmen können, wenn die  $F_2$ -Generationen reziproker Bastarde, als ganzes betrachtet, ebenfalls noch deutliche Unterschiede aufweisen“, so ist das gerade die entgegengesetzte Auffassung wie bei Shull. Shulls Ansicht aber scheint mir die richtigere zu sein.

Offenbar sehen G. und P. Hertwig bei ihren Überlegungen im Plasma eine ähnlich unveränderliche Größe, wie die mendelistische Vererbungsforschung die Erbfaktoren als starre, unveränderliche Gebilde in die Rechnungen einführt. Meines Erachtens aber hat Shull den richtigeren Weg betreten, indem er mit Nachdruck auf die Wechselbeziehungen

zwischen Kern und Plasma als eine Ursache variabler Vererbungserscheinungen hinweist.

Die  $F_1$ -Generation in Shulls Versuchen spricht für eine Beeinflussung der Entwicklungsfaktoren durch das Plasma, die  $F_2$ -Generation umgekehrt für eine Veränderung des Plasmas durch die Entwicklungsfaktoren. Und es ist leicht verständlich, warum die Veränderung der beiden verschiedenen Plasmen durch den gleichen Erbfaktorenkomplex nicht schon in  $F_1$  so weit fortgeschritten war, daß die beiden reziproken  $F_1$ -Zuchten hätten gleich ausfallen müssen. Als Merkmal diente nämlich die Prozentzahl der Larven, welche die Kraft hatten, aus den befruchteten Eiern auszuschlüpfen. Dieses Merkmal tritt also in der Ontogenese des  $F_1$ -Individuums schon auf verhältnismäßig jungen Entwicklungsstadien in Erscheinung, so daß die beiden verschiedenen Plasmen bis zu dem Zeitpunkte, wo das Merkmal in die Erscheinung tritt, nur kurze Zeit unter dem gleichmachenden Einfluß der Erbfaktoren gestanden haben. Werden nun die beiden reziproken  $F_1$ -Generationen lange Zeit parthenogenetisch fortgezüchtet, bis endlich mit dem Eintritt bisexueller Fortpflanzung die beiden  $F_2$ -Generationen entstehen, so waren diesmal die beiden Plasmen erheblich längere Zeit als in  $F_1$  dem Einflusse der isogenen Kerne ausgesetzt, nämlich durch die ganze parthenogenetische Generationsfolge hindurch, die zwischen den beiden bisexuellen Fortpflanzungsperioden lag. So reichte diesmal die ungleich längere Einwirkungsdauer der Erb-, oder besser der Entwicklungsfaktoren hin, um die ursprünglich verschiedenen Plasmen allmählich gleichwertig zu machen.

Man darf dabei keineswegs einwenden, wer dem Plasma eine Rolle bei der Vererbung zuspreche, begebe sich damit der exakten Erklärungsmöglichkeit für das Spaltungsgesetz und damit für den gesamten Mendelismus, wie auch für die Reduktions- und Chromosomenvorgänge überhaupt: Die „echte Erblichkeit“, d. h. die genotypische Erblichkeit, muß nach wie vor als eine ausschließlich chromosomale Angelegenheit betrachtet werden, und in diesem Sinne muß das „Kernmonopol“ bei der Vererbung unangetastet bleiben. Daß aber beim Zustandekommen der sog. „falschen“ Erblichkeitserscheinungen auch dem Plasma, als dem einen Faktor in den Wechselbeziehungen zwischen Plasma und Kern, eine entscheidende Bedeutung zukommt, dafür sprechen zahlreiche Überlegungen und Tatsachen, so besonders die angeführten Versuchsreihen von Shull.

So sind die beiden untereinander verschiedenen  $F_1$ -Generationen Shulls Modifikationen im Sinne Baur's; als „äußere“ Faktoren, welche

auf den gleichen Erbfaktorenkomplex in verschiedener Weise einwirken und ihn dadurch vorübergehend veränderten, waren die beiden ungleichen Artplasmen wirksam.

In ganz ähnlicher Weise, wie Shull es bei der  $F_1$ -Generation ausführte, möchte ich die Valenzschwankung der Erbfaktoren bei meinen  $F_1$ -Bastarden aufgefaßt wissen: Die chemisch-physikalischen Prozesse, die sich am Plasma des alternden Gameten abspielen, wirken als eine Kette aufeinander folgender Reize auf die Erbfaktoren in den Chromosomen, infolgedessen die Valenz der Erbfaktoren steigt und fällt. — Mit dem Eintritt der Befruchtung sind nun mit einem Schlage gänzlich neue Verhältnisse geschaffen. Der vor der Befruchtung passive Zustand der Erbfaktoren geht in den Zustand der Aktivität über, die Erbfaktoren übernehmen ihre Aufgabe als Entwicklungsfaktoren, sie leiten und beherrschen die Ausbildung der einzelnen Merkmale. Am Plasma sind die langsamen und stetigen Degenerationsvorgänge, wie sie im Gameten abliefen, plötzlich abgeschnitten; gänzlich veränderte Stoffwechselvorgänge treten an ihre Stelle und kennzeichnen sich unter der Form einer aufs höchste gesteigerten Entwicklungsenergie der Zygote. Nach meiner Vorstellung ist nun mit dem Augenblick, wo der Erbfaktor seine Rolle als Entwicklungsfaktor zu spielen beginnt, d. h. mit dem Augenblick seines Aktivwerdens, seine Beeinflußbarkeit durch das Plasma erloschen. Von nun an steht umgekehrt der Erbfaktor dem Plasma leitend gegenüber und veranlaßt es zur Ausbildung der Merkmale: somit bildet jede  $F_1$ -Variante das Merkmal in dem Grade aus, wie er dem Valenzverhältnis väterlicher und mütterlicher Erbfaktoren zur Zeit der Befruchtung entspricht. Vererbt aber würde die Ausbildungsstärke des Merkmales nicht auf die  $F_2$ -Generation: Die Valenz des Erbfaktors, durch das Gametenplasma, als durch einen „äußeren“ Faktor, für den Lauf der Ontogenese festgelegt, entscheidet am  $F_1$ -Tiere über die Ausbildungsstärke des Merkmales. Beginnt aber die  $F_1$ -Variante ihrerseits, Geschlechtszellen zu bilden, so geht die Valenzschwankung dieser Geschlechtszellen von genau dem gleichen Ausgangswerte aus wie bei den Geschlechtszellen der Elterntiere. Demnach wäre die Valenz des Erbfaktors einer  $F_1$ -Variante nicht erblich, sondern die Variante eine einfache Modifikation, hervorgerufen durch eine vorübergehende Veränderung des Erbfaktors infolge von Milieueinflüssen (Reifegrad des Gametenplasmas). Und die Geschlechtszellen der  $F_1$ -Individuen machen vom gleichen Ausgangspunkte aus, wie die elterlichen Geschlechtszellen es taten, ihre Valenzschwankung durch, so daß sie die gleiche Variabilität in  $F_2$  hervorrufen, wie die elterlichen Geschlechtszellen in  $F_1$ .



Ganz anders müßten die Verhältnisse beurteilt werden, wenn man die chemisch-physikalischen Prozesse der Gametenreife anstatt ins Plasma in die Chromosomen verlegte, d. h. wenn man die Valenzschwankung als einen reinen, autonomen Chromatinprozeß ohne Mitbeteiligung des Plasmas ansähe. Nach dieser Auffassung müßten die Chromosome und damit die Erbfaktoren sich in materieller, bleibender Weise verändern. Dann aber wären die Einzelvarianten genotypisch verschieden, da bei der Befruchtung jeder Gamet essentiell andere Erbfaktoren in die Zygote einführt, als seine meisten Geschwistergameten. Schritten die aus diesen genotypisch verschiedenen Zygoten hervorgegangenen  $F_1$ -Individuen ihrerseits zur Geschlechtszellenbildung, so müßten in diesen Geschlechtszellen die autonomen Chromatinumwandlungen bei jedem Tiere von einem anderen Ausgangspunkte ausgehen, so daß sich also die Variabilität von Generation zu Generation um ein Vielfaches erhöhen würde. Die einzelnen Tiere wären sämtlich Mutationen, da sie ja genotypisch von ihren Geschwistern abwichen. Und jedes einzelne  $F_1$ -Individuum müßte in  $F_2$  ebensovielen Mutationen erzeugen, als in  $F_1$  überhaupt vorhanden waren. Diese Annahme erscheint unmöglich. Außerdem sprechen auch die morphologischen Beobachtungen an den Geschlechtszellen nicht dafür, daß die Schwankungen des Reifegrades ihrem Wesen nach autonome Chromatinprozesse seien. Denn bei zunehmendem Alter des Gameten verändern sich die Kerne nicht in erkennbarer Weise, wohl aber das Plasma. So erscheint eine reine autonome Chromatinumwandlung ohne Mitbeteiligung des Plasmas ausgeschlossen.

Somit neige ich der zuerst entwickelten Auffassung zu und spreche die Einzelvarianten als Modifikationen im Sinne Baur's an. Ich fasse somit die Valenzschwankung als eine vorübergehende Veränderung der Erbfaktoren auf, welche durch Milieufaktoren (Wechsel des Reifegrades) hervorgerufen wird, die im Gametenplasma wirksam sind. Die Eigenart der einzelnen Varianten wäre demnach nicht erblich. — Diese Vermutungen können auf ihre Richtigkeit wohl nur an anderen Objekten als dem meinen geprüft werden, bei welchen sich mehrere aufeinander folgende Bastardgenerationen aufziehen lassen.

Wenn die entwickelte Ansicht richtig ist, so war zu erwarten, daß sich bei den von mir untersuchten Vererbungsverhältnissen keine Beziehungen zu den zytologischen Beobachtungen über die Chromosome von Echinodermenbastarden ergeben würden. Ich selbst habe die Zyto-



logie meiner Bastardkeime nicht untersucht und kann auch Herbsts umfangreiche zytologische Studien an gleichen Objekte nicht heranziehen, da bei ihm durch die Anwendung entwicklungserregender Agentien ganz andere Bedingungen geschaffen wurden als bei meinen normal gehaltenen Keimen. Normale Bastardzuchten meiner Kombination wurden von Baltzer untersucht; er schreibt folgendes über sie: „In der Bastardkombination *Sphaer.* ♀ × *Strong.* ♂ treten sämtliche Chromosomen in die Mitose ein und machen den typischen Teilungsprozeß durch“ (es handelt sich hier um die erste Furchungsspindel). „Auch die Kerngrößen der Plutei zeigten, daß normalerweise keine Chromosomen eliminiert werden“. — Nur in seltenen Fällen beobachtete Baltzer abnorme Spindelbildungen, wobei einzelne Chromosome den Anschluß an einen oder an beide Tochterkerne verpaßten. Ich halte es nun für wahrscheinlich, daß aus solchen Keimen die pathologischen Larven hervorgehen, die in meinen Versuchen zwar gelegentlich auftraten, aber niemals registriert wurden. Nach Boveri (Zellenstudien VI, sowie 1914) führt abnorme Chromosomenverteilung zu mehr oder minder pathologischer Entwicklung; die von mir untersuchten Larven aber waren stets vollkommen gesund. Somit würden alle Zygoten, die sich zu untersuchbaren Pluteen entwickelten, hinsichtlich des Chromosomenbestandes sich gleich verhalten: sie würden nämlich alle je eine vollständige Garnitur von *Sphaerichinus*- wie von *Strongylocentrotus*-Chromosomen besitzen.

Zum Schluß soll an der Hand der Ergebnisse an anderen Objekten die Frage erörtert werden, ob die Variabilität der Valenz als Funktion des Reifegrades der Gameten nur eine spezielle Eigentümlichkeit meines Objektes ist, oder ob ihr allgemeinere Bedeutung zugesprochen werden darf.

An erster Stelle seien die wichtigen Ergebnisse von Shearer, de Morgan und Fuchs besprochen. Diese Autoren kreuzten in vier aufeinander folgenden Jahren die *Echinus*-Spezies *E. miliaris* (M) einerseits mit *E. esculentus* (E) oder *acutus* (A) andererseits; *Echinus miliaris* hat auf späten Larvenstadien grünes Pigment und keine hinteren Wimperepauletten, *esculentus* und *acutus* haben umgekehrt hintere Epaulettten, aber kein grünes Pigment. 1909–1911 waren nun sämtliche Kreuzungen, d. h. sowohl M ♀ × E oder A ♂, als auch E oder A ♀ × M ♂ matroclin, die reziproken F<sub>1</sub>-Generationen fielen also verschieden aus. Der Vererbungsmodus konnte insofern als leicht

intermediär gelten, als bei den Bastarden die beiden positiven Merkmale schwächer ausgebildet waren als bei den Eltern.

1912 aber verhielten sich die Bastarde plötzlich anders.  $E$  oder  $A \text{ }^{\circ} \times M \text{ }^{\circ}$  waren zwar wiederum matrokin, doch wurden im ganzen zwei abweichende Zuchten beobachtet, eine mit  $E$ , eine mit  $A$  als  $^{\circ}$ ; hier waren hintere Epauletten bei manchen Larven beiderseits, bei anderen nur einerseits, bei dritten überhaupt nicht vorhanden: d. h.  $F_1$  war teils matrokin, teils patrokin. Dagegen war  $1912 M \text{ }^{\circ} \times E$  oder  $A \text{ }^{\circ}$  patrokin, wobei aber wieder zwei abweichende Zuchten auftraten (beide mit  $E \text{ }^{\circ}$ ): in der einen waren nur die hinteren Epauletten, in der anderen sowohl hintere Epauletten als auch das grüne Pigment, streng korrelativ verbunden, teils matrokin, teils patrokin.

Indem die Autoren die Ausnahmefälle vernachlässigen, kommen sie zu der Auffassung, die Ursachen für das abweichende Verhalten von 1912 seien allein bei den  $\mathbf{M} \sigma\sigma$  zu suchen, denn beide Kreuzungen mit  $\mathbf{M} \varnothing$  lieferten ja diesmal patrokline statt matrokline Larven. — Berücksichtigt man freilich auch die Ausnahmefälle, so muß man entweder für zwei  $\mathbf{M} \sigma\sigma$  oder für je ein  $\mathbf{E} \varnothing$  und  $\mathbf{A} \varnothing$ , ferner entweder für zwei  $\mathbf{M} \varnothing\varnothing$  (unvollständige Induktion) oder für zwei  $\mathbf{E} \sigma\sigma$  Individualpotenzen annehmen, die von der 1912 geltenden Regel abwichen. Die Ursachen des abweichenden Verhaltens also allein bei den  $\mathbf{M} \varnothing\varnothing$  zu suchen, geht nicht an. — Die Autoren glauben nun das abweichende Verhalten der  $\mathbf{M} \varnothing\varnothing$  von 1912 darauf zurückführen zu können, daß die mittlere Seewassertemperatur im Winter 1911, d. h. zu der Zeit, wo die Geschlechtszellen der Seeigel heranreiften, um einige Grad Fahrenheit von den Mittelwerten der früheren Jahre abwich: es sollte also die Seewassertemperatur auf die Eier in ihrer sensiblen Periode eine Induktionswirkung ähnlich wie in Towers *Leptinotarsa*-Versuchen hervorgerufen haben. — Falls es sich herausstellen sollte, daß das abweichende Verhalten der  $\mathbf{F}_1$ -Individuen von 1912, wie bei Tower auch, erblich wäre — es besteht ja die Hoffnung, daß sich die  $\mathbf{F}_2$ -Generation dank der außerordentlich verfeinerten Zuchtmethoden der englischen Autoren bei den Artbastarden werde erzüchten lassen —, so würde diese Auffassung an Wahrscheinlichkeit gewinnen; wenn aber die Abweichungen nicht erblicher Natur sein sollten (eine neue Induktion der  $\mathbf{F}_1$ -Tiere dürfte freilich nicht eingetreten sein), so würde ich eine, der in dieser Arbeit angewendeten analoge Deutung der Befunde für möglich halten.

Shearer, de Morgan und Fuchs sind der Ansicht, der Reifegrad könne keinen Einfluß auf die Vererbungsrichtung gehabt haben:

denn die Befruchtungen hätten 1912 jederzeit die gleichen Zuchtwerte geliefert, gleichgültig, ob sie am Anfang oder gegen Ende oder zur Zeit der Höhe der Geschlechtstätigkeit der Seeigel<sup>1)</sup> ausgeführt worden seien. Dieser Beweisführung scheint mir aber die alte Vernonsche Auffassung zugrunde zu liegen (S. 248 249), die einen strengen zeitlichen Parallelismus der Mittelwertsschwankungen des Gametenreifegrades bei sämtlichen Individuen annimmt, gleich als ob der mittlere Reifegrad der Gameten eines Tieres nur von der Jahreszeit abhinge, nicht aber auch am gleichen Tage bei mehreren Individuen verschieden sein könnte (Individualpotenz). Vielleicht hat diese Auffassung in Plymouth mehr Berechtigung als in Neapel, aber einwandfrei kann sie auch in nördlichen Breiten nicht gelten. Die Keime entwickelten sich ja sowohl zu Anfang als auch zu Ende der Geschlechtsperiode zu untersuchbaren, relativ weit fortgeschrittenen Larven, und machten wohl zum Teil sogar die Metamorphose durch. Demnach waren die Gameten der Tiere, die sowohl zu Anfang wie auch gegen Ende der Geschlechtsperiode diejenigen Zygoten lieferten, welche sich zu später untersuchbaren Stadien entwickelten, ungefähr gleich reif, denn sie waren ja ungefähr gleich entwicklungsfähig. Das schließt aber keineswegs aus, daß die Gesamtheit der Gameten eines Tieres zu Beginn der Geschlechtsperiode im Durchschnitt unreifer war als bei später gefangenen Tieren; vermutlich ist dann bei einem solchen durchschnittlich unreiferen Tiere die Larvensterblichkeit größer gewesen als bei einem reiferen; die Gameten aber, die imstande waren, späte Larvenstadien zu liefern, waren bei den zuerst gefangenen Tieren zwar vielleicht seltener als bei den später gefangenen, trotzdem aber nicht weniger reif als diese: denn ihre Entwicklungsfähigkeit war ja immer die gleiche. Somit widerspricht die Tatsache, daß die Larven in verschiedenen Monaten sich gleich verhielten, keineswegs der Annahme, daß die einzelnen Elterntiere verschiedene Prozentsätze optimal reifer Gameten besessen hätten. Es ist eben nicht angängig, vom Füllungsgrade der Gonade, ja selbst vom mittleren Reifezustand sämtlicher Gameten eines Tieres auf den mittleren Reifegrad der Gameten zu schließen, welche untersuchbare Larven eines bestimmten Stadiums liefern. Auch die weitere Angabe der englischen Autoren, mehrere Geschwisterzuchten des gleichen Elternpaares

<sup>1)</sup> D. h. während der wenigen Sommermonate, in denen allein die Seeigel nördlicher Breiten befruchtungs- und entwicklungsfähige Gameten haben. In Neapel dauert die Geschlechtstätigkeit der Seeigel das ganze Jahr hindurch.

hätten stets gleiche Zuchtwerte ergeben, widerspricht keineswegs meinen Ergebnissen an Vergleichszuchten aus jungen und alten Geschwistergameten: denn ich trennte in meinen Versuchen geflissentlich jüngere und ältere Gameten, und nur deshalb erhielt ich verschiedene Zuchtwerte. Wenn ich aber alle Gameten eines Tieres promiscue verwendete, so fielen die Geschwisterzuchten bei mir ebenfalls gleich aus, genau wie bei Shearer, de Morgan und Fuchs.

Die drei Autoren nahmen nun zur Erklärung des abweichenden Verhaltens im Jahre 1912 Induktion der M-Eier an; um alle Abweichungen zu verstehen, müßten sie, wie gesagt, außerdem noch für zwei M- $\sigma^7\sigma^7$  oder für insgesamt vier E- bzw. A-Tiere abweichende, und zwar zweimal unvollständige (d. h. nicht bei allen Gameten wirksame) Induktionserscheinungen annehmen. Über die Wahrscheinlichkeit und Möglichkeit solcher Annahmen kann ich natürlich bei meiner Unkenntnis der Verbreitungsverhältnisse der Seeigel von Plymouth nichts aussagen. Immerhin haben alle derartigen, ad hoc gemachten Hilfsannahmen wenig Befriedigendes an sich.

Wenn ich nun im folgenden versuche, die von den englischen Forschern aufgedeckten Tatsachen unter Verzicht auf Induktionserscheinungen allein auf Grund derselben Valenzschwankungen in Abhängigkeit vom Reifegrade zu erklären, wie sie an meinem Objekte bestehen, so muß auch ich, ad hoc, unbewiesene Annahmen machen, und glaube keineswegs, meine Deutung habe mehr Wahrscheinlichkeit für sich als die der drei Autoren. Nur eines hoffe ich zu zeigen, daß nämlich meine Deutung möglich ist, und daß somit die in Plymouth gefundenen Tatsachen meiner Theorie nicht widersprechen.

Wie Shearer, de Morgan und Fuchs mehrfach berichten, waren die späten Larvenstadien von M bei artgleicher Befruchtung 1912 viel schwerer zu erzielen als in den drei früheren Jahren: Bastardbefruchtungen mit M $\sigma^7\sigma^7$  ergaben 1912 nur etwa 20%, gefurchte Eier gegen durchschnittlich 80 bis 90% in den früheren Jahren. Diese Tatsachen lassen sich meines Erachtens schwerlich darauf zurückführen, daß 1912 die Geschlechtszellen bei einer um wenige Grad Fahrenheit abweichenden Durchschnittstemperatur heranreiften.

In Towers *Leptinotarsa*-Versuch, den Johannsen S. 455 beschreibt, war die Sterblichkeit bei den drei ersten, in der Hitze und Trockenheit herangereiften Eisätzen ebenso groß wie bei den letzten zwei Eisätzen desselben  $\sigma^7$ , die unter normalen Bedingungen heranreiften (in beiden Fällen überlebten 19%). Trotzdem hatte bei den ersten drei Eisätzen

eine Induktion bei 82 von 96 Eiern stattgefunden, bei den letzten beiden Eisätzen aber nicht. Somit kann eine Induktion der Keimzellen stattfinden, ohne daß ihre Entwicklungsfähigkeit sich veränderte. Deshalb erscheint mir die Auffassung, die schlechte Entwicklungsfähigkeit der **M**-Eier von 1912 sei auf die Temperaturinduktion zurückzuführen, durchaus nicht zwingend. Vielmehr glaube ich, ganz ohne Induktionen, allein mit der Annahme auszukommen, daß sich die Beziehungen des Reifegrades zur Entwicklungsfähigkeit der Gameten einerseits, andererseits zur Valenz der Erbfaktoren 1912 etwas anders gestalteten als in den Jahren 1909—1911.

Auf S. 227 wurden in Fig. 7 die Abhängigkeiten erstens der Entwicklungsfähigkeit (Kurve AEB), zweitens der Valenz der Erbfaktoren (Kurve FHG) vom Reifegrade dargestellt. Um unter den gleichen Voraussetzungen, wie ich sie dort für meine Versuche machte, das Verhalten der *Echinus*-Bastarde von 1909—1911 zu verstehen, müßte man folgende Annahmen machen: Nur diejenigen **M**-Eier, deren Reifegrad in der nächsten Umgebung von E' liegt, sind imstande, späte Larvenstadien zu liefern. Innerhalb dieses Bereiches schwankt der Valenzgrad, der Fig. 7 entsprechend, nur um einen geringen Betrag; die Schwankung möchte hinreichen, um die berücksichtigten Merkmale (grünes Pigment, hintere Epauletten) verschieden stark ausbilden zu lassen, nicht aber, um bald das Fehlen, bald die Anwesenheit des Merkmales zu determinieren. Wenn nun diese ziemlich schwach variable Valenz der **M**-Eier im Vergleich zu der Valenz der E- und A-Spermien groß ist, so entstehen ausnahmslos matrokline Larven. — 1912 waren nun nach den Angaben der drei Autoren die späten **M**-Larven bedeutend schwerer zu erzüchten als in den Vorjahren; so darf man annehmen, 1912 seien die **M**-Eier mit voller Entwicklungsfähigkeit relativ selten gewesen; die Mehrzahl der **M**-Eier hatte also 1912 zur Zeit der Befruchtung den Reifegrad E' entweder noch nicht erreicht oder schon überschritten. Um dieses Verhalten zu verstehen, müßte man die Ursachen kennen, welche die Tiere zur Eiablage veranlassen; da sie unbekannt sind, so kann man keine Vermutungen darüber aussprechen. Wenn jedenfalls die **M**-Tiere 1912 ihre Eier aus irgend welchen Gründen entweder zu früh ablegten, oder zu lange bei sich behielten — was zweifellos in großem Maßstabe vorkommt (Koehler 1912 u. a.) —, so müssen jedesmal die jungen oder die alten Eier gegenüber den optimal alten überwogen haben. Nimmt man nun für das Jahr 1912 außerdem den Bereich des Reifegrades, der späte Larvenstadien auszubilden ge-



stattet, etwas breiter an als in den früheren Jahren<sup>1)</sup>, so wird damit das abweichende Verhalten der M-Eier verständlich. Diejenigen Eier, welche in diesem Jahre die wenigen entwicklungsfähigen Larven liefern, sind alle nicht auf dem Stadium optimaler Valenz, vielmehr ist ihre Valenz herabgesetzt, somit vererben sie patroclin. Und in dem einzigen Falle, wo 1912 bei einem bestimmten ♀ die Entwicklungsfähigkeit unvermindert war, da traten denn auch richtig matrocline Larven neben den patroclinen auf: dieses ♀ allein müßte also auch optimal reife Eier in hinreichender Anzahl besessen haben, und würde vererbt haben wie die ♀♀ von 1909—11, d. h. rein matroclin, wenn nicht außerdem bei ihm, wie bei allen ♀♀ von 1912, auch Eier von geringerer Reife als in den Vorjahren die Fähigkeit gehabt hätten, späte Larvenstadien auszubilden<sup>1)</sup>. Aus diesen letzteren Eiern entstanden die patroclinen Larven dieser Zucht. Durch ähnliche Annahmen lassen sich die Ausnahmefälle, von denen auf S. 269 die Rede war, auch verständlich machen.

Somit scheinen mir die umfangreichen und glänzenden Untersuchungen der englischen Autoren meiner Theorie wenigstens nicht zu widersprechen. Es steht also a priori nichts im Wege, bei Echiniden ganz allgemein ähnliche Verhältnisse anzunehmen, wie sie bei meinen Bastarden in Neapel zu herrschen scheinen.

Wollte man sicher entscheiden, ob auch bei den *Echinus*-Bastarden die Valenz mit dem Reifegrade schwankt, so müßte man an den *Echinus*-Arten in Plymouth Bastardierungsversuche nach Art meiner Versuche mit spontanen und zurückgehaltenen Gameten und der Bohrversuche ausführen, und zwar in mehreren aufeinander folgenden Jahren. Wenn dabei die jüngeren und älteren Gameten die späten Larvenmerkmale niemals verschieden vererben sollten, so würde dieses negative Ergebnis zwar meinem Erklärungsversuche der englischen Versuche die Wahrscheinlichkeit rauben, dennoch aber die Allgemeingültigkeit meiner Auffassung, für die Echinidenlarven überhaupt, nicht ausschließen. Die späten Larvenmerkmale sind ja, wenn man von der Stärke der Ausbildung absieht, alternativ variabel, so daß nur große Valenzunterschiede das Fehlen oder Vorhandensein des Merkmales bedingen könnten: groß können aber die Valenzunterschiede bei den wenigen Gameten, welche die richtige Entwicklungsfähigkeit zur Erzeugung der späten Larven-

<sup>1)</sup> Ebenso würde auch die andere Annahme völlig genügen, die Untersucher hätten 1912, bei der großen Schwierigkeit der Aufzucht später Larvenstadien in diesem Jahre, ihre Ansprüche an Größe und Gesundheit der zu untersuchenden Larven etwas niedriger gestellt als in den Vorjahren.



stadien haben, in der Regel nicht sein; denn dazu ist der fragliche Spielraum des Reifegrades zu schmal. Die frühen Larvenstadien dagegen können von zahlreichen Gameten gebildet werden, da für sie das Intervall der hinreichenden Reifegrade breiter ist: demnach wäre auf den jungen Stadien eine größere Variabilität der Merkmale (d. h. hier der Skelettmerkmale) zu erwarten, wie sie denn, den Angaben der englischen Autoren zufolge, auch tatsächlich beobachtet wurde. Ob freilich die Untersuchung der Skelettmerkmale bei den Artbastarden von *Echinus* ebenso klare Befunde ergeben kann wie bei den von mir untersuchten Gattungsbastarden, deren Elterlarven sich viel deutlicher unterscheiden als die Larven der *Echinus*-Arten, das erscheint mehr als fraglich. —

Außer meinem eigenen Objekte sind mir noch zwei weitere Fälle bekannt, wo eine Abhängigkeit der Vererbungsrichtung vom Alter<sup>1)</sup> der Geschlechtszellen, allgemeiner gesprochen von Zeitfaktoren überhaupt, nachgewiesen wurde. Beide beziehen sich auf die Vererbung des Geschlechtes.

Sehr eindrucksvolle Ergebnisse hatten die Untersuchungen von R. Hertwig und seinem Schüler Kuschakewitsch über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Von den zahlreichen Versuchen sei ein einziger angeführt. Kuschakewitsch ließ bei der normalen Befruchtung eines Pärchens von *Rana esculenta* 217 Eier ablegen, worauf er die Tiere trennte und in Einzelhaft setzte. Die Eiablage hörte, wie immer, sofort bei Wegnahme des ♂ auf, so daß der Rest der Eier im Uterus des ♀ verblieb. Nach 89 Stunden wurden beide Tiere getötet und die im Uterus zurückgehaltenen Eier künstlich befruchtet. Die Normalzucht lieferte unter 111 Tieren (12 waren gestorben, die übrigen auf frühen Stadien fixiert worden) 58 ♂♂ und 53 ♀♀. Die aus der zweiten Befruchtung erhaltene Zucht dagegen ergab 299 ♂♂ und einen lateralen Hermaphroditen; gestorben waren 17 Individuen, die große Anzahl konservierter Tiere lieferte eine vollständige Reihe der Hodenentwicklung. — Dieser Versuch spricht deutlich genug. Zur Zeit der normalen Ablage waren die Eier zur Hälfte weiblich, zur Hälfte männlich determiniert; während der 89 Stunden Aufenthaltes im Uterus wurden sämtliche weiblich determinierten Eier männlich umgestimmt<sup>2)</sup>. Unreife wirkt vermutlich ebenso wie Überreife. Hertwig faßt die Ergebnisse seiner ausgedehnten Ver-

<sup>1)</sup> Hier ist unter Alter ausnahmsweise nicht die seit den Reifungsteilungen verflossene Zeit verstanden (vgl. unten S. 276).

<sup>2)</sup> Daß das Sperma hier keinen nachweisbaren Einfluß ausübte, konnte aus anderen Versuchen gefolgert werden.

suchsreihen, in welchen ferner gelegentlich auch Hermaphroditen, sog. intermediäre Tiere mit variablem Mengenverhältnis männlicher und weiblicher Geschlechtszellen, auftraten, dahin zusammen ([1912] S. 133), „daß der Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung bei den einzelnen weiblichen wie männlichen Geschlechtszellen mannigfach abgestuft ist. Je nachdem, ob bei der Befruchtung männliche oder weibliche Faktoren zusammentreffen, welche einander das Gleichgewicht halten, oder von denen der eine den anderen überwiegt, werden intermediäre Formen in wechselnder Zahl, Männchen oder Weibchen, entstehen.“

Die Tatsache aber, daß zur Zeit der normalen Ablage, d. h. bei durchschnittlich optimaler Reife der Eier, etwa gleich viel ♂♂ wie ♀♀ entstehen, ist nach Hertwig folgerichtig so zu deuten, daß die relativ zu jungen und zu alten Eier, mit anderen Worten die unreifen und die überreifen Eier männlich, die optimal reifen aber weiblich determiniert sind. Hiernach hätten die Ursachen der Geschlechtsbestimmung bei Fröschen viel Ähnlichkeit mit den Ursachen, welche bei meinen Gattungsbastarden von Echiniden die somatischen Merkmale determinieren: Das Geschlecht der Frösche und die somatischen Merkmale der Geschwistertiere in  $F_1$  bei den *Sphaer.* ♀ × *Strong.* ♂-Bastarden sind deshalb variabel, weil die Gameten zur Zeit der Befruchtung verschieden alt sind, und weil die vererbende Kraft des Gameten mit seinem Alter variabel ist.

Dennoch besteht zwischen beiden Versuchsreihen ein wesentlicher Unterschied: Die wirksamen Altersunterschiede der Geschlechtszellen liegen bei den Echiniden nach den Reifungsteilungen, bei den Fröschen aber vor ihnen oder wenigstens zwischen der ersten und der zweiten Reifungsteilung<sup>1)</sup>. Wie auf S. 220 auseinandergesetzt wurde, haben alle Seeigelgameten im Augenblicke der Reifungsteilungen den gleichen chemisch-physikalischen Zustand; denn der Eintritt der Reifungsteilungen ist bei ihnen von intrazellulären Ursachen bedingt. Beim Frosch ♀ dagegen scheint ein extrazellulärer Faktor, das Eindringen des Spermatozoons, die zweite Reifungsteilung auszulösen. Und auch zur ersten Reifungsteilung gibt wohl eine Veränderung des Milieus den Anstoß, nämlich der Übertritt des Eies in den Uterus nach dem Follikelsprung. Deshalb sind die Eier in dem Augenblick, wo sie durch äußere Faktoren zum

<sup>1)</sup> Bei „ovariater“ Unreife, die wahrscheinlich ebenfalls ♂♂ liefert, liegt sie vor beiden Reifungsteilungen, bei „uteriner“ Überreife, wie in dem oben besprochenen Versuche, zwischen den Reifungsteilungen. Vgl. Hertwig 1912, S. 69: „Beim Passieren des Eileiters wird der erste Richtungkörper, unter dem Einfluß der Besamung der zweite Richtungkörper abgeschnürt.“

Eintritt in die Reifungsteilungen veranlaßt werden, in verschiedenem chemisch-physikalischen Zustande, während alle Seeigeleier während der Reifungsteilungen im gleichen Zustande stehen. Es taucht somit bei den Fröschen eine Erklärungsmöglichkeit auf, die bei den Seeigeln nicht durchführbar war: es könnte der verschiedene chemisch-physikalische Zustand der Gametozyten den Ablauf der Reifungsteilungen beeinflussen. Demnach können apriori junge und alte Eier desselben Frosches anisogen sein, so daß die Varianten ( $\sigma^+$  oder  $\sigma^-$  oder  $\varnothing$  oder intermediäre Tiere in verschiedenster Ausbildung) möglicherweise Kombinationen im mendelistischen Sinne sind; eine Möglichkeit, die R. Hertwig auch erwogen hat. Demnach ist auch der Begriff des Alters und der des Reifegrades bei R. Hertwig in einem anderem Sinne gebraucht als bei mir; bei den Fröschen diene als Ausgangspunkt der Berechnung der Augenblick, in dem die betreffende Geschlechtszelle unter normalen Verhältnissen abgelegt worden wäre bzw. abgelegt wurde, bei mir aber der Augenblick, wo die Reifungsteilungen beendet sind. Somit haben zwar die Ergebnisse an Fröschen und Seeigeln manches Gemeinsame, insbesondere die Erscheinung, daß die Vererbungsrichtung einer Geschlechtszelle im Laufe ihres Lebens schwankt. Aber nur bei den Seeigeln läßt sich die Schwankung mit Sicherheit als Valenzschwankung auffassen, während die Frage nach dem Wesen der Schwankung der Vererbungsrichtung des Geschlechtes bei den Fröschen schwerer zu lösen ist.

Eine weitere Parallele der beiden Versuchsreihen ist in der Möglichkeit einer metagamen Beeinflussung der betreffenden Merkmale durch die Temperatur gegeben. Bei den Fröschen begünstigt Kälte, die während der Aufzucht der Larven herrscht, das Auftreten von  $\sigma^+\sigma^+$ . Auch in meinen Versuchen konnten Temperatureinflüsse während der Larvenentwicklung gelegentlich die Zuchtwerte verschieben.

Auch Woltereck kam, ebenfalls bei Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung, zu ähnlichen Auffassungen. Er stellte sich die Frage, welche Ursachen im Generationszyklus der Daphniden darüber entscheiden, ob die Subitaneier im Ovar männlich oder weiblich determiniert werden. Hier wirken ebenfalls verschiedene Ursachen nebeneinander, nämlich erstens Induktionserscheinungen durch Milieufaktoren (wiederum vorwiegend die Temperatur) vor<sup>1)</sup> den Reifungsteilungen,

<sup>1)</sup> Die Induktion findet im Ovar oder noch früher (Präinduktion) statt; die Reifungsteilung aber erfolgt nach Kühn bei *Daphnia pulex* kurz vor dem Übertritt des Eies in den Brutraum, während bei *Polyphemus* das Ei sogar während der Reifungsteilung in den Brutraum übertritt.

zweitens aber innere, d. h. in den Geschlechtszellen selbst lokalisierte Faktoren; diese bezeichnet Woltereck als „periodische Schwankungen der Valenz sowohl der männlichen als auch der weiblichen Geschlechtssubstanz“. „Man kann deshalb die innere zyklische Periodizität der Valenz mit Recht als das Kernproblem der Cladocerenforschung betrachten“ (1911 S. 123). Dieselbe zeigt sich erstens beim Übergange von einer Generation auf die andere, zweitens in der Aufeinanderfolge der Würfe, drittens bei der Reifung der Gonadenanlage im Dauereistadium. Das einzige allen drei Fällen Gemeinsame ist nach Wolterecks Ausdrucksweise „der Zeitfaktor“. Das Zeitintervall vom Dauerei bis zum Auftreten der ersten ♂♂ hat offenbar, gleiches Milieu vorausgesetzt, bei jeder einzelnen Spezies eine bestimmte Größe; somit ist „das Alter der Anlagesubstanz“ von ausschlaggebender Bedeutung. Auch hier begegnet man wieder der wohlbegründeten Vorstellung, daß die vererbende Kraft eines und desselben Erbfaktors mit der Zeit periodischen Schwankungen unterworfen ist.

Auch bei den Daphnien besteht aber der gleiche Gegensatz zu den Echiniden wie bei den Fröschen. Denn auch hier liegen die wirksamen Altersunterschiede vor Ablauf der Reifungsteilungen: so ist die Vermutung nicht abzuweisen, es möchten auch bei Daphniden, ähnlich wie bei *Aphis*, *Phylloxera*, *Rhodites* und vielen anderen, die in Rede stehenden Varianten heterogametisch determiniert werden, mithin anisogen, d. h. Kombinationen in Baur's Sinne sein. Auch hier erscheint also, trotz der oben wiedergegebenen Ausdrucksweise Wolterecks, die Annahme einer variablen Valenz der Erbfaktoren anfechtbarer als in meinen Versuchen.

Somit ist die Tatsache, daß derselbe Gamet zu verschiedenen Zeiten seines Lebens verschiedene Vererbungsrichtung hat, daß also die Vererbungsrichtung eine Funktion des Gametenalters sein kann, bei Angehörigen der verschiedensten Gruppen nachgewiesen worden. Vertreter der Vertebraten, Insekten, Crustaceen, Echinodermen lassen sich als Belege aufführen. Über die Natur dieser Verschiebungen der Vererbungsrichtung blieb man dabei gewöhnlich im unklaren. Soweit ich nun die Literatur übersehe, lieferten die Echiniden den ersten Fall, in welchem die Verschiebung der Vererbungsrichtung bei variierendem Reifegrade des Gameten mit einiger Sicherheit als Valenzschwankung anzusprechen ist.

Wie ich hoffe, wird durch die vorliegende Untersuchung das bisher noch dunkle Wesen der Valenz wenigstens in gewisser Hinsicht geklärt. In einem Falle mit multiform intermediärer Vererbung blieb — nach

Ausschaltung der Annahmen einer Anisogenie des Zuchtmaterials, sowie phänotypischer wie genotypischer Induktion im Sinne Johannsens — als letzte, nachgewiesenermaßen zu Recht bestehende Erklärungsmöglichkeit die Annahme einer Valenzschwankung in Abhängigkeit vom Gametenalter übrig. Sucht man dieses Ergebnis in rein theoretischer Weise zu verallgemeinern, so bereiten naturgemäß alle übrigen Fälle mit multiform intermediärer Vererbung in  $F_1$  keinerlei Schwierigkeiten. Sie alle werden daraufhin betrachtet werden müssen, ob auch bei ihnen die Variabilität der  $F_1$ -Generation durch eine Schwankung der Valenz mit zunehmendem Gametenalter verursacht wird. Aber selbst auf Kreuzungen mit einheitlicher, uniformer  $F_1$ -Generation, in der sämtliche Individuen das Merkmal in gleicher Ausbildung zur Schau tragen, sei es nun rein väterlich oder rein mütterlich (Dominanz und Rezessivität, alternative Vererbung) oder in ein und demselben mittleren Ausbildungsgrade (konstant intermediäre Vererbung), scheint mir meine Erklärungsweise sich übertragen zu lassen. Nimmt man an, daß bei allen Organismen die Valenz der Erbfaktoren periodische Schwankungen mit zunehmendem Gametenalter durchmacht, so sind nur entsprechende Hilfsannahmen über die Entwicklungsfähigkeit oder auch nur über die Befruchtungsfähigkeit der verschiedenen Altersstufen der Gameten notwendig, um alle vorkommenden Vererbungsmodi mit der Annahme in Einklang zu bringen:

Überall, wo  $F_1$  multiform intermediär ist, haben die Gameten die volle Entwicklungsfähigkeit, die zur Hervorbringung des untersuchten Merkmales hinreicht, eine längere Zeit hindurch, so daß sie in dieser Zeitspanne einen beträchtlichen Teil der Valenzschwankung durchmachen. In allen Fällen mit uniformer  $F_1$ -Generation dagegen dürfen die Gameten ihre volle Entwicklungskraft oder aber Befruchtungsfähigkeit nur so kurze Zeit über besitzen, daß der diesem kleinen Zeitraum entsprechende Anteil der Valenzschwankung zu unbeträchtlich ausfällt, um im Vererbungsergebnis zum Ausdruck zu kommen.

Ich habe schon auf S. 272/273 die alternative Vererbung bei den *Echinus*-Bastarden von Shearer, de Morgan und Fuchs auf diesem Wege zu erklären versucht, möchte aber das Wesentliche zur Veranschaulichung des hier Gesagten wiederholen. In Fig. 7 (S. 227) war angenommen, daß Gameten vom Alter F bis G die vierarmigen Plutei, wie ich sie untersuchte, auszubilden vermöchten. Wie nun die hohe Sterblichkeit derartiger vierarmiger Larven beim Versuche der Aufzucht älterer Stadien mit mehr als vier Armen anzeigt, genügen nur wenige



der Gameten, welche die vierarmigen Plutei ohne weiteres erzeugen können, den weit höheren Ansprüchen an die Entwicklungskraft, die zur Erreichung der späteren Stadien der Metamorphose erfüllt werden müssen. In der Fig. 7 würde man, zur Veranschaulichung dieses Verhaltens, die Punkte F und G um so näher von beiden Seiten her gegen E' hin zusammenrücken lassen, je ältere Larvenstadien man zu betrachten wünscht. Dabei verringert sich aber gleichzeitig auch die Variabilität der Valenz, die den zugeordneten Altern (Reifegraden) der Gameten entspricht, immer mehr; mit anderen Worten, die Multiformität der  $F_1$ -Individuen geht in Uniformität über. Dementsprechend sind bei den *Echinus*-Bastarden die Skelettmerkmale der jungen, vierarmigen Larven multiform intermediär, die späten Larvenmerkmale (grünes Pigment, Wimperepauletten) aber werden konstant alternativ vererbt. — In anderen Fällen würden ähnliche Annahmen, anstatt über die Entwicklungskraft, vielmehr über die Befruchtungsfähigkeit das gleiche leisten. Läßt man in Fig. 7 das Rechteck über AB, das die gesamte Valenzkurve FHG einschließt, durch Heranführen der Punkte A und B gegen E' hin allmählich zu dem Grenzwert der Linie EE' zusammenschrumpfen, so verringert sich ebenfalls gleichzeitig die anfangs ungekürzte, volle Variabilität der Valenz, bis sie endlich den Grenzwert 0 erreicht.

Es ist demnach, soweit ich sehe, apriori möglich, für alle Organismen Valenzschwankungen als Funktionen des Gametenalters anzunehmen.

Wenn nun verschiedene Organismen auf das Bestehen der Valenzschwankungen untersucht werden sollen, so muß die Methodik verschieden sein je nach dem Zeitpunkte, zu dem die Reifungsteilungen stattfinden. Nur da, wo in beiden Geschlechtern die Reifungsteilungen vor der Vereinigung der Geschlechtszellen von inneren, in den Geschlechtszellen selbst liegenden Ursachen (Erreichen eines bestimmten chemisch-physikalischen Zustandes) ausgelöst werden, genügt, wie in meinen Versuchen, die Aufzucht allein von  $F_1$ , wenn es gelingt, junge und alte unbefruchtete Gameten desselben Tieres voneinander abzusondern. Bei den übrigen Gruppen dagegen, wo die Reifungsteilungen des Eies unter dem Einflusse des eingedrungenen Spermatozoons ablaufen, muß stets mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß verschiedene Spermatozoen den Reduktionsvorgang in verschiedener Weise beeinflussen, so daß bei einzelnen Sätzen von Zygoten die möglichen Kombinationen im Sinne Baur's in anderen Prozentsätzen auftreten, als es der mendelistischen Wahrscheinlichkeitsrechnung entspricht, bei der ja bekanntlich die



Richtung der Reduktion ausschließlich dem Zufall zugeschrieben wird. In allen diesen Fällen also müßten mehrere aufeinanderfolgende Generationen erzüchtet werden, wenn festgestellt werden soll, ob Anisogenie oder Valenzschwankungen, oder ob beides Variabilitätsursachen sind.

### Zusammenfassung.

1. Die Skelettmerkmale von *Strongylocentrotus*- und *Sphaerechinus*-Larven wurden an einer großen Anzahl von Individuen untersucht und die Variabilität ausführlich beschrieben. Einzelne Merkmale sind bei beiden Arten leicht transgredierend variabel, andere konstant different (19—31).

2. Die Skelettmerkmale der F<sub>1</sub>-Bastardlarven sind multiform intermediär. In äußerst seltenen Fällen erreichen sie in sämtlichen Merkmalen gleichzeitig den rein väterlichen oder den rein mütterlichen Ausbildungsgrad. Einzelne Merkmale sind etwas häufiger rein väterlich, andere häufiger rein mütterlich ausgebildet. Bei weitem die Mehrzahl der Larven aber weist die Merkmale in einem Ausbildungsgrade auf, der zwischen dem väterlichen und mütterlichen Typus die Mitte hält. Einzelne Merkmale (Längenmaße) sind fluktuierend variabel und weisen eine nahezu binomiale Verteilung auf, andere (Prozentzahlen) sind alternativ variabel. Berücksichtigt man sämtliche untersuchten Larven, so erweisen sich die Mittelwerte fast aller Merkmale als mehr oder weniger patroklin (31—36).

3. Hält man Geschwisterlarven in Seewasser von verschiedenem Sauerstoffgehalt, verschiedener Salzkonzentration oder verschiedenem Alkalinitätsgrade, so stimmen die Mittelwerte der Vergleichszuchten stets überein; es macht dabei keinen Unterschied, ob die Befruchtung unter normalen, mittleren Bedingungen erfolgt und die Zygoten kurz nach der Befruchtung auf die verschiedenen Zuchtschalen verteilt werden, oder ob schon vor der Befruchtung die Gameten den verschiedenen Bedingungen ausgesetzt waren. Demnach ist die Vererbungsrichtung unabhängig von dem Sauerstoffreichtum, der Salzkonzentration und dem Alkalinitätsgrade des Seewassers, in dem die abgelegten Gameten vor oder während der Befruchtung verweilten und worin die Zygoten sich entwickelten (65—83).

4. Im Gegensatz zu den drei im vorigen Absatze behandelten Miliefaktoren verschiebt die Temperatur zwar nicht bei allen, wohl aber bei etwa der Hälfte der Nachkommenschaften die Zuchtwerte. Ob aber

in diesen Fällen die Verschiebung durch die gleiche Temperatur nach der väterlichen oder der mütterlichen Seite erfolgt, hängt von der Wahl der beiden Elterntiere ab. — In den Fällen, wo die Mittelwerte durch die Temperatur verschoben werden, läßt sich die Verschiebung meist einfach durch verstärkte oder abgeschwächte Tätigkeit der väterlichen oder der mütterlichen Anlagen erklären, genau so wie auch bei artgleicher Befruchtung die reinen Elterlarven, je nach der Temperatur, die ihnen eigentümlichen Merkmale in stärkerem oder schwächerem Maße ausbilden. Nur in ganz seltenen Fällen muß angenommen werden, daß die abweichende Temperatur das Kräfteverhältnis im Anlagenkomplex des Bastards in Wirklichkeit verschoben habe (83—110).

5. Gameten desselben Tieres, die gleichzeitig verschiedenen Gegenden der Gonade entnommen werden, vererben die Artmerkmale in mehr als der Hälfte der untersuchten Fälle verschieden stark. Bei manchen Tieren vererben Gameten des Ausführganges und solche aus den blinden Endschläuchen der Gonade die Artmerkmale gleich stark, bei anderen vererben jene, bei wieder anderen diese die Arteigenschaften stärker. Wenn die beiden genannten Gametengruppen verschieden stark vererbten, so lag die vererbende Kraft von Gameten mittlerer Gonadenregionen in der Mitte zwischen beiden; vererbten jene aber gleich stark, so verhielten sich auch die mittleren Gameten ebenso. Der Gesundheitszustand der Larven ist von dem Orte der Gonade, dem die Gameten entnommen sind, unabhängig (111—127).

6. Wie aus den Bohrversuchen hervorgeht, schwankt die Vererbungskraft spontaner Gameten mit deren zunehmendem Alter um beträchtliche Werte. Der Gesundheitszustand der Larven ist aber vom Alter der Gameten unabhängig (127—141).

7. Verschiedene Elterntiere haben höchst verschiedene Nachkommen-schaften, auch wenn diese in gleichem Milieu aufgezogen werden. Derartig stark verschiedene Individualpotenzen sind auch solchen Tieren eigentümlich, die sehr wahrscheinlich gleiche Vorgeschichte haben (141 bis 147).

8. In meinen Versuchen, wo stets nur gesunde Larven berücksichtigt wurden, war ein Saisondimorphismus sicher nicht vorhanden. Vermutlich kamen die älteren Autoren dadurch zur Annahme eines Saisondimorphismus, daß sie sehr verschieden gesunde Larven miteinander verglichen, was unzulässig ist (147—162).

Aus diesen Versuchsergebnissen ließen sich folgende Schlüsse ziehen:

9. Jeder Gamet macht in der Gonade bei zunehmendem Alter, d. h. in der Zeit von den Reifungsteilungen bis zur Degeneration — sofern der Prozeß nicht vorher durch die Ablage unterbrochen wird — eine periodische Schwankung seiner vererbenden Kraft durch. Diese ist vielleicht nur einmalig: die vererbende Kraft steigt allmählich von geringen Ausgangswerten bis zu einem Maximalwerte an, um dann allmählich auf geringere Werte zurückzusinken. Die Vererbungsrichtung in der Zygote ist die Resultante der beiden antagonistisch wirkenden Vererbungskräfte des Eies und des Spermatozoons. Die gleichelterige Variabilität erklärt sich dadurch, daß die einzelnen Gameten des Vaters wie auch der Mutter im Augenblick der Befruchtung verschieden alt sind; ebenso kommt ungleichelterige Variabilität (Individualpotenz) dadurch zustande, daß die Gameten eines Elterpaares im Mittel ein anderes Altersverhältnis haben als die Gameten des anderen Elterpaares. — Vielleicht sind die Altersunterschiede der Gameten nicht das einzige Erklärungsprinzip der Variabilität. Es könnten in diesem Falle außerdem noch erstens Verschiedenheiten im Erbfaktorenbestande von Geschwistergameten, zweitens Bewirkungen äußerer Faktoren auf die in den Eltertieren enthaltenen Geschlechtszellen in Betracht kommen; diese Milieufaktoren würden freilich wahrscheinlich nur in dem Falle eine Variabilität hervorrufen können, daß eine zeitlich begrenzte Periode der Umstimmbarkeit im Entwicklungsgange der Geschlechtszellen bestünde. Zur Entscheidung dieser beiden Möglichkeiten reichen meine Versuche nicht aus (180—218).

10. Auch die Entwicklungsfähigkeit eines Gameten, d. h. seine prospektive Potenz, möglichst gesunde und hochentwickelte Individuen aus sich hervorgehen zu lassen, ist eine periodische Funktion des Alters des Gameten. Obwohl somit Entwicklungsfähigkeit und Vererbungskraft eines Gameten zum Teil gleiche Ursachen haben, sind sie doch nicht dasselbe (221—227).

11. Der oben angewendete Begriff der „Vererbungskraft“ deckt sich mit dem Valenzbegriff der mendelistischen Ausdrucksweise (218/219). — Unter dem Reifegrade eines Gameten vom Alter  $a$  verstehe ich denjenigen chemisch-physikalischen Zustand des Gameten, den er im Ablaufe jener Prozesse, die sich an ihm von der Reifungsteilung an bis zu seiner Degeneration in der Gonade abspielen,  $a$  Tage nach den Reifungsteilungen erreicht hat (227—228). — Unter Anwendung dieser Begriffe läßt sich das Hauptergebnis der Untersuchung in folgender Form aussprechen:

12. In jedem Gameten ist die Valenz der Erbfaktoren eine Funktion seines Reifegrades. Demnach ist der im Augenblick der Befruchtung verschiedene Reifegrad der Gameten die Ursache der Variabilität des Valenzverhältnisses im Erbfaktorenkomplexe. Aus dieser Variabilität des Valenzverhältnisses von Zygote zu Zygote erklärt sich, vielleicht nur zum Teil, vielleicht aber ausschließlich, die Variabilität der  $F_1$ -Bastardlarven aus der Kreuzung von *Sphaerechinus* gr. ♀  $\times$  *Strongylocentrotus* l. ♂ (228—229).

13. Die Eier desselben ♀ wie auch verschiedener ♀♀ zeigen in einer großen Reihe von morphologischen Merkmalen und entwicklungsphysiologischen Eigenschaften eine sehr starke Variabilität. Daß diese Variabilitäten, wenn nicht ausschließlich, so doch zum großen Teile durch die Unterschiede des Reifegrades der Gameten im Zeitpunkte der Untersuchung hervorgerufen werden, ist für sämtliche Merkmale möglich, für einige sehr wahrscheinlich. Sicher sind folgende Merkmale oder Eigenschaften dem Grade ihrer Ausbildung nach vom Reifegrade verursacht, mithin also Funktionen des Gametenalters: Das Aussehen des Eiplasmas bei *Echinus*-Arten nach Shearer, de Morgan und Fuchs, die Pigmentanordnung im Ei von *Strongylocentrotus* nach Boveri, bei *Sphaerechinus*-Eiern endlich neben der Entwicklungsfähigkeit (10) und der Valenz des Erbfaktorenkomplexes (12) die Quellbarkeit der Gallert-hüllen und die Häufigkeit der Oozyten. Letztere zwei Merkmale können unter Einhaltung gewisser Grenzen — niemals beim Vergleiche verschiedener ♀♀ — als Kriterien für das Alter der Eier angesehen werden. Die auf diesem Wege gemachten Beobachtungen über das Alter der Gameten genügen den Forderungen, die sich aus dem Verhalten der Gameten bei der Bastardierung hinsichtlich ihres Reifegrades bzw. ihres Alters ergaben. Sie widersprechen also dem Hauptergebnis dieser Untersuchung, der Abhängigkeit der Valenz des Erbfaktorenkomplexes vom Reifegrade des Gameten bzw. von seinem Alter, in keiner Weise (229—248).

14. Auch die Untersuchung der zeitlichen Verhältnisse bei der Geschlechtszellenbildung führte zu Anschauungen, die mit dem Hauptergebnis dieser Untersuchung wohl vereinbar sind (248—261).

15. Obwohl die Betrachtung allein der  $F_1$ -Generation eine sichere Beantwortung der Frage nicht zuläßt, neige ich zu der Auffassung, die Geschwistervarianten (soweit sie nämlich nachgewiesenermaßen keine Kombinationen im Sinne Baur's sind) seien Modifikationen im Sinne

Baurs. Die Valenzschwankung wäre demnach eine vorübergehende Veränderung der Erbfaktoren, die durch Milieufaktoren hervorgerufen wird, welche im Gametenplasma wirksam sind (Wechsel des Reifegrades) (263—267).

16. Die bisher vorliegenden zytologischen Erfahrungen über die Kreuzung *Sphaerechinus* ♀ × *Strongylocentrotus* ♂ stehen meiner Erklärung der Vererbungserscheinungen bei dieser Kreuzung nicht im Wege (267/268).

17. Es ist theoretisch möglich, außer den Fällen mit multiform intermediärer Vererbung auch solche mit uniformer F<sub>1</sub>-Generation (alternative oder konstant intermediäre Vererbung) mittels der Valenzschwankung in Abhängigkeit vom Gametenalter zu erklären (277—280).

### Nachtrag bei der Korrektur.

Vom Abschluß des Manuskriptes bis zur vollendeten Drucklegung dieser Arbeit sind, infolge der Ungunst der äußeren Umstände, fast zwei Jahre verfloßen. In der Zwischenzeit war ich nicht in der Lage, die neuerscheinende Literatur persönlich zu verfolgen; insbesondere war es mir nicht mehr möglich, die beiden Neuauflagen der Vererbungslehren von Johannsen und E. Baur durchzuarbeiten. Sollte ich sonstige Neuerscheinungen unberücksichtigt gelassen haben, die zu meiner Fragestellung in Beziehung stehen, so bitte ich um Nachsicht. — Die zehnte Vererbungsstudie Herbsts las ich noch vor Kriegsbeginn; den Hinweis auf die letzte Arbeit Boveris über die Eugsterschen Zwitterbienen sowie auf die Mitteilungen von Zederbauer verdanke ich den Herren Professor Kühn und Dr. Nachtsheim.

Herbst (X) unterscheidet bei der Bestimmung der Vererbungsrichtung unseres gemeinsamen Objektes neuerdings zweierlei Ursachen. Für die starken Verschiebungen der Vererbungsrichtung, wie er sie in seinen bekannten Versuchen mit Fettsäuren und anderen entwicklungs-erregenden Agentien, sowie bei den Rieseneiern, nach der mütterlichen Seite hin auftreten sah, macht er wie bisher das „Größenverhältnis der beiderlei Geschlechtskerne“ verantwortlich. „wobei angesichts der bis jetzt vorliegenden Resultate zu beachten ist, daß“ die Geschlechtskerne „beträchtlich an Größe differieren müssen“. Wegen der viel



geringeren<sup>1)</sup> Variabilität normaler, nicht vorbehandelter Bastardlarven dagegen, mit denen ich es ja allein zu tun habe, hat er seine Auffassung geändert. Früher führte er auch die Variabilität der normalen Bastardlarven auf angenommene Größenunterschiede der unbefruchteten Eikerne zurück. Wie ich auf S. 241—245 ausführte, ergab mein Material keine Anhaltspunkte für diese Auffassung, so daß ich hier zu dem gleichen Ergebnis gekommen bin, wie Herbst auf Grund seines Materiales, das auch ihn zur Aufgabe der alten Anschauung führte. Wie Herbst in der zehnten Studie erstmalig ausspricht, dürften, „soweit die Eier in Betracht kommen. . . die im Ooplasma vorhandenen Mengen an kernbildenden Stoffen“ die Variabilitätsursache der verhältnismäßig schwach variablen normalen Bastarde sein, indem die einzelnen Eier verschieden große Mengen kernbildender Stoffe im Ooplasma enthalten. Herbst fährt dann in einer Fußnote fort: „Meine Hypothese von der Bedeutung der Menge kernbildender Stoffe im Ooplasma für die Vererbungsrichtung kommt mir wahrscheinlicher vor als die soeben in vorläufiger Mitteilung publizierte von Otto Koehler . . ., der für die Vererbungsrichtung das Alter der Geschlechtszellen verantwortlich macht. Gegen diese Vermutung Koehlers sprechen nicht nur meine eigenen Erfahrungen, sondern vor allen Dingen die Resultate der Koehlerschen Versuche selbst. Wenn er fand, daß durchschnittlich jüngere Gameten die elterlichen Merkmale entweder gerade so stark oder stärker oder schwächer als ältere Geschlechtszellen vererben, so würde ich daraus schließen, daß zwischen dem Alter der Geschlechtszellen und ihrer Fähigkeit, die elterlichen Merkmale zu übertragen, überhaupt kein gesetzmäßiger Zusammenhang besteht.“

<sup>1)</sup> Nur in seltenen Ausnahmefällen treten auch bei normalen, nicht vorbehandelten Bastarden stark väterliche oder mütterliche Varianten auf; so fand ich (S. 35/36) unter schätzungsweise 10000 bis 15000 Bastardlarven deren 22 mit völlig reinen *Strongylocentrotus*-Skeletten, 31 mit reinen *Sphaerechinus*-Skelettmerkmalen. Die nahezu rein väterlichen bzw. mütterlichen Larven waren nur wenig häufiger. — Für diese seltenen extremen Plus- und Minusabweicher macht Herbst nach wie vor die gleichen supponierten Kerngrößenunterschiede verantwortlich, wie er sie bei seinen experimentell vorbehandelten Eiern beobachtete. Ich habe keinen Anlaß, dieser Deutung grundsätzlich zu widersprechen: zwei meiner rein mütterlichen Bastardplutei hatten größere Kerne als gleichalte intermediäre Geschwisterlarven. Andere freilich unterschieden sich in der Kerngröße nicht von intermediären Geschwisterlarven, ebenso wie auch die wenigen, auf ihre Kerngröße untersuchten rein väterlichen Bastardlarven nichts Auffälliges boten. So möchte ich einstweilen gerade auch hinsichtlich der extrem abweichenden Varianten bei normalen Bastardlarven meine auf S. 218 unten geäußerte Ansicht aufrecht erhalten. Vgl. auch S. 243—245 dieser Arbeit.



Hätten die von Herbst angeführten Differenzen der Zuchtwerte innerhalb der Fehlergrenzen gelegen — daß sie in zwei Dritteln der Versuche „außerhalb, ja gelegentlich sehr weit außerhalb der Fehlergrenzen“ lagen, gab ich bereits in der vorläufigen Mitteilung an (S. 79) —, und ferner, wenn es keinen anderen gesetzmäßigen Zusammenhang gäbe, als den der direkten Proportionalität, d. h. wenn es keine mathematischen Funktionen gäbe außer denen, die sich bei analytisch-geometrischer Darstellung als gerade Linien abbilden, so müßte man Herbst beipflichten. Doch vermag ich nicht, einer jeden anderen Funktion, beispielsweise einer, die sich als zweiästige Kurve mit einem Wendepunkt darstellt, das Prädikat des „gesetzmäßigen Zusammenhanges“ abzusprechen: spielt doch zum Überfluß gerade in der Biologie die von mir herangezogene Binomialkurve, als die graphische Veranschaulichung des Zufallsgesetzes, eine beherrschende Rolle. — Wie ich ferner glaube aussprechen zu dürfen, konnte die von mir aufgefundene Abhängigkeit der Valenz vom Gametenalter auf keinem anderen Wege am gleichen Objekte nachgewiesen werden, als auf dem von mir eingeschlagenen, d. h. erstens durch gleichzeitige getrennte Bastardierung junger und alter Gameten aus der Gonade desselben Tieres, zweitens durch zeitlich aufeinander folgende Bastardierungen spontaner Gameten desselben Elternpaares. In diesem Sinne muß ich fragen, welche eigenen Erfahrungen Herbsts gegen meine Annahmen sprechen. Da in seinen Veröffentlichungen nirgends von derartigen Versuchen berichtet wurde, können die Erfahrungen wohl nur negativer Natur sein: negative Befunde aber lassen sich gegen positive nicht ins Feld führen. Wenn endlich Herbst meine Behauptung, die Valenz hänge vom Gametenalter ab, eine Vermutung nennt, so muß gefragt werden, wie anders außerhalb der Fehlerquellen fallende Unterschiede von Mittelwerten aus verschieden altem, dabei aber nachweislich isogenem Gametenmaterial (vgl. S. 188), bei gleichem Milieu, sich erklären lassen.

Um aber mit dem Wesentlichen abzuschließen, so vermag ich zwischen den neuen Auffassungen Herbsts, wie sie die zehnte Studie wiedergibt, und meinen eigenen Annahmen wirkliche Widersprüche nirgends aufzufinden. Meine Polemik auf S. 241 ist gegenstandslos geworden, da Herbst neuerdings, neben den Eiern, auch dem Sperma eine die Vererbungsrichtung mitbestimmende Aufgabe zuerkennt. Und was die Eier angeht, so scheinen mir Gegensätze schon aus dem Grunde unmöglich, weil Herbsts und meine Aussagen sich auf zwei verschiedene Seiten des Problems beziehen. Herbst nimmt an, die einzelnen Eier besäßen verschiedene Mengen ganz bestimmter chemischer Stoffe; ob

diese Menge während des Daseins eines und desselben Eies, vom Zeitpunkt der Reifungsteilungen ab bis zur Degeneration im Ovar, sich stets gleich bleibe oder ob sie sich im genannten Zeitraume verändere, wird nicht ausgesprochen. Ich sagte umgekehrt aus, das einzelne Ei mache während seines Daseins, im genannten Zeitraume, stoffliche Veränderungen durch, gab aber nichts über die Natur der chemischen Stoffe an, die diesen Veränderungen unterliegen. So widersprechen sich die beiden Aussagen nicht, sondern sie ergänzen einander. Falls es sich beispielsweise herausstellen sollte, daß mit zunehmendem Alter des Eies die Menge der kernbildenden Stoffe im Eiplasma bis zu einem Maximalwerte ansteige und dann allmählich wieder absinke, so würde damit gezeigt worden sein, daß beide Auffassungen richtig waren. Hier müssen also weitere Untersuchungen abgewartet werden. —

In seiner letzten Arbeit beschrieb Boveri (1915) Drohnen und Zwitterbienen, die von einer italienischen Mutter (*Apis mellifica-ligustica*-♀) und einem deutschen Vater (*A. mellifica-mellifica*-♂) abstammen: es zeigte sich, „daß die Kreuzung zwischen *mellifica* und *ligustica* weder zu einer Dominanz der einen Färbung über die andere, noch zu einer konstanten Mischung führt, sondern daß bald der *ligustica*-, bald der *mellifica*-Charakter überwiegt. Die Bienenbastarde (natürlich nur die ♀♀, ebenso die weiblichen Teile der Zwitterbienen, da ja die ♂♂ wegen ihrer parthenogenetischen Abstammung nicht als Bastarde angesprochen werden können) zeigen also in F<sub>1</sub> ein fluktuierend intermediäres Verhalten. So fährt Boveri in einer Fußnote fort: „Die Bastarde der Bienenrassen scheinen sich sonach ähnlich zu verhalten wie die Bastardlarven zwischen verschiedenen Seeigellarten, die ja auch rein väterlich oder rein mütterlich oder Mittelformen sein können. Vor kurzem hat Koehler (14) es sehr wahrscheinlich gemacht, daß diese Verschiedenheiten bei den Seeigellarven von dem Reifezustand der Gameten abhängen. Jedes fertige Ei und jedes fertige Spermium soll ein Optimum der Reife besitzen, bei welchem es seine Erbqualitäten mit größter Stärke zur Wirkung bringt, vorher und später ist diese Intensität geringer. Wenn diese Erklärung zutrifft und sich verallgemeinern läßt, so ist zu hoffen, daß sie sich bei den Bienenbastarden aufs schönste bestätigen wird. Die Eier einer Königin sind bei gleichmäßiger Legearbeit wohl alle als im gleichen Reifezustand befindlich zu betrachten. Mit solch gleichmäßigem Eimaterial kombinieren sich Spermien, die von einigen Wochen bis zu fünf Jahren alt sind. Nach Koehlers Ergebnissen ist also zu erwarten, daß die von einer Königin produzierten

Bastarde von Jahr zu Jahr mütterlicher ausfallen. In der Tat liegen Angaben in der Literatur vor, die diesem Postulat günstig sind.“

Falls der höchst lohnende Versuch ausgeführt werden und die Erwartung Boveris bestätigen sollte, so ist freilich immer noch der auf S. 279 280 gestreifte Einwand möglich, daß es sich nicht, wie bei den Seeigeln, um Valenzschwankungen der väterlichen Erbeinheiten, sondern um neuentstehende Kombinationen handele. Da nämlich bei der Biene die Spermatozoen in die Oozyte eindringen, macht der Oozytenkern die Reduktionsteilungen durch, während das Spermatozoon bereits im Eiplasma liegt (Nachtsheim 1913). Es wäre also denkbar, daß die Spermatozoen durch ihre Anwesenheit auf den Ablauf der Reduktion einen richtenden Einfluß ausüben, und daß die Stärke dieses richtenden Einflusses sich mit zunehmendem Alter der Spermien ändere. Wenn, je älter die Spermatozoen sind, bei einer um so größeren Anzahl von Eiern vorwiegend die väterlichen Chromosome in die Richtungskörper gerieten, so wäre damit das von Boveri erwartete Verhalten der  $F_1$ -Bastarde ebensogut erklärt wie durch die einfache Annahme einer mit dem Altern der Spermien absinkenden Valenz ihrer Erbeinheiten. Um die Entscheidung zu treffen, müßte man sowohl von den im ersten Jahre entstandenen Gelegen mit verhältnismäßig stärkeren deutschen Merkmalen, wie auch von den mehr dem italienischen Typus sich nähernden weiblichen Larven der späteren Jahrgänge Königinnen erzüchten lassen und diese beide mit deutschen Drohnen rückkreuzen. Erst wenn die dann erhaltenen Bastarde untereinander und mit den  $F_1$ -Bastarden übereinstimmen sollten, wobei wiederum nur die Jahrgänge untereinander verglichen werden dürften, die von gleich alten Königinnen abgelegt sind, könnte man mit Sicherheit eine mit den Jahren abnehmende Valenz der *mellifica*-Spermatozoen als die einzige Ursache der Variabilität betrachten.

Endlich will ich auf die umfangreichen, freilich noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen Zederbauers hinweisen. Der Verfasser kreuzte mehrere rein züchtende Erbsenrassen (*Pisum sativum*), insbesondere die Rassen „Wunder von Amerika“ und „Auslös de Grâce“, wobei er sich als Hauptaufgabe stellte, den Einfluß des Blütenalters auf die Vererbungsrichtung zu untersuchen. Die einzelnen Blüten einer Pflanze wurden nach der Reihenfolge des Aufblühens mit Ziffern (z. B. 1, 2, ... bis 7) bezeichnet; Kreuzungen gleich alter Blüten ( $1 \times 1$ ,  $2 \times 2$ , ...  $7 \times 7$ ) heißen isochron, Bastardierungen verschieden alter Blüten ( $1 \times 7$ ,  $2 \times 6$  usw.) heterochron. Als Merkmale dienten, wie

in Mendels klassischen Versuchen, die Oberflächenbeschaffenheit und die Farbe der Samen. Glatt und gelb (Auslös de Grâce) sind „prävalent“, runzelig und grün (Wunder von Amerika) sind „subvalent“, d. h. unter sonst gleichen Bedingungen dominiert glatt und gelb über runzelig und grün. Während beim Vergleich isochroner Kreuzungen untereinander im allgemeinen die Unterschiede in der Vererbungsrichtung nicht stark sind, lieferten die heterochronen Kreuzungen erhebliche Differenzen. So ergaben bei der Kreuzung von grün (subvalent) als Mutter (M) und gelb (prävalent) als Vater (P) die Befruchtungen  $M(2) \times P(1)$  20% grüne und 80% grüngelbe Samen.  $M(7) \times P(1)$  dagegen lieferten gar keine grünen, 67% grüngelbe und 33% gelbe Samen. In beiden Fällen entstammte der Pollen gleich jungen, ersten Blüten. Gegenüber den gleichfalls jungen zweiten Blüten der subvalenten Mutter nun vermochte sich der prävalente Vater so wenig durchzusetzen, daß sein Merkmal rein gelb überhaupt nicht auftrat, wohl aber, neben grüngelb, auch rein grün, das subvalente Merkmal der Mutter. Als dagegen Pollenkörner aus ebenso jungen (ersten) Blüten auf die Narben sehr alter Blüten (Nr. 7 der Aufblühfolge) gebracht wurden, trat das prävalente Merkmal des Vaters, d. h. reines gelb, bei 33% der  $F_1$ -Samen in die Erscheinung, und das mütterliche Grün blieb ganz aus. Wie dieser Befund, so erfordern die gesamten umfangreichen Versuchsergebnisse dieselbe Erklärung, daß nämlich die Valenz eines Merkmales „von der ersten Blüte ab mit dem Alter des Individuums abnimmt“.

Diese Ergebnisse erinnern in hohem Maße an die bei Seeigeln erhobenen Tatsachen. In beiden Fällen bestimmt das Alter der Erbsubstanz die Vererbungsrichtung, in beiden Fällen sind beide Geschlechter an der Bestimmung der Vererbungsrichtung beteiligt. Auch für meinen Befund, daß die Entwicklungsfähigkeit ebenfalls eine Funktion des Gametenalters sei, bietet sich ein Analogon, indem junge Blüten fruchtbarer sind als alte; auch in der Befruchtungsfähigkeit stehen alte Blüten den jungen nach.

Die höchst wertvollen Mitteilungen Zederbauers schon jetzt theoretisch ausbenten zu wollen, müßte verfrüht erscheinen; immerhin mögen mir einige Bemerkungen dazu erlaubt sein. Zederbauer selbst spricht, ebenso wie ich es getan habe, stets von Valenz, als von einer variablen Größe. Wenn ich also recht verstehe, so lehnt er für sein Objekt, ebenso wie ich für das meine, die Erklärung des verschiedenen Verhaltens der verschieden alten Blüten allein durch die Annahme von

Kombinationen mit konstantem Valenzverhältnis als unmöglich ab. Bei meinem Objekt halte ich mich zu dem gleichen Urteil, allein auf Grund der  $F_1$ -Generation, durch die Eigenart der zeitlichen Verhältnisse berechtigt, die beim Seeigel zwischen Reduktion und Befruchtung bestehen (vgl. S. 186—189). Ob diese Verhältnisse bei der Erbse ähnlich liegen, entzieht sich meiner Beurteilung. Wenn hier der auskeimende Pollenschlauch stets auf eine bereits reduzierte, d. h. haploide Eizelle träfe, und wenn bei alten (letzten) Blüten die Zeit von der Reduktion der Oozyte bis zur Verschmelzung von weiblichem und männlichem Vorkern länger sein sollte, als bei jungen (ersten) Blüten, so wären in dieser Hinsicht beide Objekte vergleichbar; auch bei den Erbsen müßten dann die Gametenmengen junger und alter Blüten der gleichen Pflanze, und da die Elterrassen rein züchteten, sogar verschiedener Pflanzen derselben Rasse, beim Vergleich untereinander als isogen betrachtet werden, und die beobachteten Unterschiede der Mittelwerte aus jungem und altem Gametenmaterial würden mit Sicherheit auf Valenzschwankungen, in Abhängigkeit vom Alter, hinweisen. Sobald aber die angezogenen zeitlichen Verhältnisse anderer Natur sind als angenommen wurde, muß mit der Möglichkeit gerichteter Reduktion gerechnet werden, ähnlich wie ich es soeben für die Bienenbastarde ausführte, und jedwede Beurteilung ohne die Kenntnis von  $F_2$ <sup>1)</sup> und späteren Generationen wäre unmöglich.

Neben den genannten Übereinstimmungen zwischen Zederbauers und meinen Ergebnissen scheint nun ein Unterschied darin vorzuliegen, daß bei den Erbsen die einfache Annahme eines ständigen Absinkens der Valenz mit zunehmendem Alter zur Erklärung aller Befunde hinreichte, während meine Versuche zu der komplizierteren Annahme eines Ansteigens der Valenz zu einem Höchstwert und darauffolgendem Absinken, bei gleichmäßig zunehmendem Alter, führten. Hier muß aber daran erinnert werden, daß es sich bei mir um das Gametenalter, bei Zederbauer aber um das Alter der Blüten handelt. Solange man also, wie leider ich, zwingende Schlüsse vom Blütenalter auf die Altersverhältnisse der Gameten nicht ziehen kann, ist diese Angelegenheit noch nicht spruchreif. Mag der genannte Unterschied nun, wenn es gelingt, auch bei der Erbse auf die Unterschiede im Gametenalter zurückzugehen, verschwinden oder bestehen bleiben, so betrifft er doch

<sup>1)</sup> Über die  $F_2$ -Generation wurde bisher so wenig mitgeteilt (Bd. II, S. 3—10, „Vorversuch“), daß darüber einstweilen mit dem Urteil zurückgehalten werden muß.



in jedem Falle nur die Form der Abhängigkeit von Valenz und Zeitfaktor; daß diese nun bei verschiedenen Organismen nicht stets die gleiche sei, erscheint mir, entsprechend den auf S. 225—227 dargestellten Überlegungen, durchaus möglich, ja sogar wahrscheinlich. Die Tatsache der Abhängigkeit der Valenz vom Gametenalter aber bliebe unberührt, und in ihr erblicke ich das Wesentliche.

Monteningen bei Metz, im Januar 1916.

### Literatur.

- Baltzer, F., Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und der Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. Zellforschung, Bd. 5, S. 497, 1910.
- Baur, E., Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.
- Dasselbe, Aufl. 2, 1914 (konnte nicht mehr berücksichtigt werden).
- Boveri, Th., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Ber. Ges. Morph. Physiol. München. S. 73, 1889.
- Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. Entw.-Mech. Bd. 2, S. 394, 1895.
- Die Polarität von Oozyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Spengels Zool. Jahrb., Anat., Bd. 14, S. 630, 1901.
- Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. Entw.-Mech. Bd. 16, S. 340, 1903.
- Noch ein Wort über Seeigelbastarde. Arch. Entw.-Mech. Bd. 17, S. 521, 1904.
- Zellenstudien VI. Jena 1907.
- Zur Frage nach der Entstehung maligner Tumoren. Jena, G. Fischer 1914, S. 44.
- Über die Charaktere von Echiniden-Bastardlarven bei verschiedenem Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Substanzen. Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. 43, 1914.
- Über die Entstehung der Engsterschen Zwitterbienen. Arch. Entw.-Mech. Bd. 41, S. 264, 1915. (Die beiden letztgenannten Arbeiten erschienen nach Abschluß des Manuskriptes).
- Caullery, M., Structure et cycle annuel des glandes génitales des Oursins, en particulier chez Echinocardium cordatum. Comptes rendus Association des Anatômistes, Paris 1911, Treizième Réunion, S. 287.
- Caullery, M. und Siedlecki, La résorption des produits génitaux inutilisées chez l'Echinocardium cordatum. C. R. Acad. Sc. Paris, Bd. 137, S. 496, 1903.
- Castle, W. E., Studies of Inheritance in Rabbits. Carnegie Institution of Washington, Publication Nr. 114.
- Correns, C., Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen. Ber. deutsch. bot. Ges. Bd. 26a, H. 9, 1908.
- Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 44, 1907.



- Correns, C., Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Ebenda, Bd. 45, 1908.
- Créty, C., Contribuzione alle conoscenza del ovo ovarico. Ricerche Lab. Anat. Roma, Bd. 4, 1895 (war mir unzugänglich).
- Cuénot, Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biol., Bd. 11, S. 617, 1891.
- Debaisieux, G., The experimental hybridisation of *Echinus miliaris*, *esulentus* and *acutus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 58, 2, S. 325, 1912.
- Doncaster, L., Experiments in hybridisation, with special reference to the effect of conditions on dominance. Philos. Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Bd. 196, S. 119, 1904.
- Doncaster, L. and Gray, J., Cytological observations on cross-fertilized Echinoderm eggs. Proc. Cambridge Phil. Soc. Bd. 16, S. 415, 1911.
- Cytological observations on the early stages of segmentation on *Echinus* hybrids. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 58, S. 483, 1912.
- Driesch, H., Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven von Echiniden. Arch. Entw.-Mech. Bd. 7, S. 65, 1898.
- Über Seeigelbastarde. Ebenda, Bd. 16, S. 713, 1903.
- Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 3. Notizen über die Auflösung und Neubildung des Skeletts von Echinidenlarven. Ebenda, Bd. 9, S. 137, 1900.
- Elder, J. S., The relation of the zona pellucida to the formation of the fertilisation membrane in the egg of the sea-urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). Ebenda, Bd. 35, S. 145, 1913.
- Fuchs, H. M., On Echinoderm hybridisation. Report British Assoc. Adv. Sci. 1912.
- The inheritance of the aboral process of the *Echinocardium pluteus*. Arch. Entw.-Mech. Bd. 35, S. 558, 1912.
- Gérond, The anatomy and histology of *Caudina arenata*. Bull. Mus. Harvard College, Bd. 29, S. 121, 1896.
- Godlewsky, E., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. Entw.-Mech. Bd. 20, S. 579, 1906.
- Goldschmidt, R., Einführung in die Vererbungswissenschaft. Aufl. 2, W. Engelmann, 1913.
- Gray, J., The effects of hypertonic solutions upon the fertilized eggs of *Echinus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 58, S. 447, 1912.
- Hagedoorn, A. L., On the purely motherly character of the hybrids produced from the eggs of *Strongylocentrotus*. Arch. Entw.-Mech. Bd. 27, S. 1, 1909.
- Hamann, O., Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. Natw., Bd. 21, S. 184, 1887.
- Herbst, C., Vererbungsstudien. Arch. Entw.-Mech. I—III: Bd. 21, S. 173, 1906. IV: Bd. 22, S. 473, 1906. V: Bd. 24, S. 185, 1907. VI: Bd. 27, S. 266, 1909. VII: Bd. 34, S. 1, 1912. VIII, IX: Sitzgsber. Heidelb. Akad. d. Wiss. 1913, Abt. b. X: Bd. 39, S. 617, 1914 (nach Abschluß des Manuskriptes erschienen).
- Hertwig, G. und P., Beeinflussung der männlichen Keimzellen durch chemische Stoffe. Arch. mikr. Anat. Bd. 83, Abt. II, S. 267, 1913.
- Kreuzungsversuche an Knochenfischen. Ebenda, Bd. 84, Abt. II, S. 49, 1914.

- Hertwig, O., Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. *Jenaische Zeitschr. Natw.* Bd. 24, S. 271, 1890.
- Hertwig, O. und R., Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885.
- Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß chemischer Agentien. *Ebenda*, Bd. 20, S. 226, 1887.
- Hertwig, R., Über das Problem der sexuellen Differenzierung I. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* 1905.
- Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. II. *Ebenda*, 1906; III. *Ebenda*, 1907.
- Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems, nebst eigenen Untersuchungen. *Biolog. Centralbl.* Bd. 32, H. 1—3, 1912.
- Hinderer, Th., Über die Verschiebung der Vererbungsrichtung unter dem Einfluß von Kohlensäure. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. 38, H. 2 und 3, 1914. (Nach Abschluß des Manuskriptes erhalten.)
- Johannsen, W., *Elemente der exakten Erblichkeitslehre.* Aufl. 2. Jena, G. Fischer, 1913.
- Koehler, O., Über die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifegrad der Eier. Experimentelle Untersuchungen an *Strongylocentrotus lividus*. *Arch. f. Zellforschung* Bd. 8, S. 272—351, 1912.
- Über die Ursachen der Variabilität bei Gattungsbastarden von Echiniden, insbesondere über den Einfluß des Reifegrades der Gameten auf die Vererbungsrichtung. (Vorl. Mitt.) Bericht d. Naturf.-Ges. Freiburg i. Br. Bd. 20, Sitzg. vom 28. Januar 1914.
- Koehler, R., Recherches sur les Echinides des côtes de Provence. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, Bd. 1, mém. 3, 1883.
- Kühn, A., Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren *Daphnia pulex* und *Polypheumus pediculus*. *Arch. f. Zellforschung* Bd. 1, S. 538, 1908.
- Lang, A., Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. *Zeitschr. ind. Abst.-Vererb.-Lehre* Bd. 4, S. 1, 1910.
- Löwenstein, A., Versuche über Beziehungen zwischen Eiern und Samenfäden bei Seeigeln. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. 24, S. 435, 1907.
- Marcus, H., Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. 22, S. 445, 1906.
- Morgan, T. H., The fertilisation of non nucleated fragments of Echinoderm eggs. *Ebenda*, Bd. 2, S. 268, 1895.
- Experimental studies on Echinoderm eggs. *Anat. Anz.* Bd. 9, S. 141, 1894.
- Mortensen, Th., Die Echinodermenlarven der Planktonexpedition 1898, S. 68.
- *Ingolf Echinoidea*, Bd. 1, S. 162, 1903.
- Echinological notes. *Saertryk af vidensk. Medd. fra den naturhist. Foren i Kbhvn* 1911.
- Nachtsheim, H., Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). *Arch. f. Zellforschung* Bd. 11, 1913.
- Peter, K., Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. *Arch. Entw.-Mech.* Bd. 27, S. 154, 1909.
- Neue experimentelle Untersuchungen über die Größe der Variabilität und ihre biologische Bedeutung. *Ebenda*, Bd. 31, S. 681, 1911.

- Pictet, C., Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mitt. Zool. Stat. Neapel Bd. 10, S. 75, 1891.
- Prouho, H., Recherches sur les Dorocidaris papillata. Arch. de Zool. Exper. Gén. Ser. 2, Bd. 5, S. 287, 1887.
- Report on the Danish Oceanographical expeditions 1908—1910 to the mediterranean and adjacent seas. Under the direction of Johs. Schmidt. Copenhagen 1912. vol. 1: darin Kapitel II. Sven Palitzsch, Measurement of the Hydrogen ion concentration in the sea water. S. 252.
- Runnström, I., Untersuchungen über die Permeabilität des Seeiegeleies für Farbstoffe. Arkiv Z. Uppsala Bd. 7, S. 103, 1912.
- Russo, A., Ricerche sulla distruzione e sul rinnovamento del parenchima ovarico nelle Ophiureae. Zool. Anz. Bd. 14, S. 15, 1891.
- Le cellule nutrici del testicolo degli Echinidi. Boll. delle sedute dell'Accad. Gioenia Sc. nat. Catania N. S. Fasc. 94, S. 34, 1907.
- Russo, G., La secrezione nell'ovaia ed il significato del follicolo e della pellucida nel ovo degli Echinidi. Atti Accad. Gioen. Sc. nat. Catania 1911. Ser. V, vol. IV, mem. 10.
- Seeliger, O., Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. Entw.-Mech. Bd. 1, S. 203, 1894.
- Selenka, E., Zoologische Studien I. Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig 1878.
- Shearer, de Morgan und Fuchs, Preliminary notice on the experimental hybridisation of Echinoids. Journ. mar. biol. association Bd. 9, S. 121, 1911.
- On paternal characters in Echinoid hybrids. Quart. journ. micr. sc. Bd. 58, 2, S. 337, 1912.
- On the experimental hybridisation of Echinoids. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B, Bd. 204, S. 255, 1914.
- Shull, A. F., Inheritance in *Hydatina senta*. I. Viability of the resting eggs and the sex ratio. Journ. expér. zoology Bd. 15, S. 49, 1913.
- Steinbrück, H., Über Bastardbildung bei *Strongylocentrotus lividus* ♂ und *Sphaerechinus granularis* ♀. Arch. Entw.-Mech. Bd. 14, S. 1, 1902.
- Tennent, D. H., The dominance of maternal or of paternal characters in Echinoderm hybrids. Ibid. Bd. 29, S. 1, 1910.
- Echinoderm hybridisation. Papers Tortugas Laboratory of the Carnegie Institute of Washington Bd. 3, S. 117, 1911.
- Tower, W. L., An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. Carnegie Publications. Washington 48, 1906.
- The determination of dominance and the modification of behaviour in alternative inheritance by conditions surrounding or incident upon the germ cells at fertilisation. Biol. Bull. Bd. 18, S. 285, 1910.
- Vernon, H. M., The effect of environment on the development of Echinoderm larvae: an experimental inquiry into the causes of variation. Philos. Transactions of the Royal Society London Ser. B, Bd. 186, S. 577, 1895.
- The relation between the hybrid and parent forms of Echinoid larvae. Proc. Royal Soc. London Bd. 63, S. 228, 1898.
- Dasselbe, Philos. Transactions of the Royal Society of London, Bd. 190, S. 465, 1898.

- Vernon, H. M., Cross fertilisation among Echinoids. Arch. Entw.-Mech. Bd. 9, S. 464, 1900.
- Weismann, A., Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl. Jena. G. Fischer. 1914.
- Woltereck, R., Über Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Geschlechtsbestimmung. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 4, S. 91, 1911.
- Zederbauer, E., Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei *Pisum sativum*. Vorl. Mitt. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung Bd. 2, Heft 1, S. 1—26, 1914.
- Untersuchungen über das Gelingen von Bastardierungen zwischen ungleichalterigen Individuen von *Pisum sativum*. Ebenda, Bd. 3, Heft 1, 1915, S. 63 (nach Abschluß des Manuskriptes erschienen).

## Referate.

**Bateson, W. Mendels Vererbungstheorien.** Aus dem Englischen übersetzt von Alma Winkler. Mit einem Begleitwort von R. v. Wettstein, sowie 41 Abbildungen im Text, 6 Tafeln und 2 Porträts von Mendel. Leipzig und Berlin, Teubner, 1914, 375 S.

Batesons „Mendels Principles of Heredity“ werden hier in deutscher Übersetzung geboten. In der Reihe der Lehrbücher, die den Genetiker in die Grundlehren seiner Disziplin einführen, hält Batesons Werk seinen besonderen Platz, indem es, entsprechend der Bedeutung die Mendels Werk gewonnen, die Spaltungsgesetze in den Mittelpunkt der Betrachtung stellt. Die sehr umfassende Wiedergabe der Untersuchungen — botanischer wie zoologischer — auf diesem Gebiet machen es für jeden, der mit Bastardanalysen arbeitet, zu einem äußerst wertvollen Nachschlagebuch. Gerade für diesen Zweck aber ist es eine Annehmlichkeit, das Werk auch in deutscher Sprache zur Hand zu haben.

Es ist nur zu bedauern, daß die Nummern der Literaturzusammenstellung am Schluß bei der Mitaufnahme der Literatur bis 1913 derart verschoben sind, daß sie mit denen im Text nicht mehr übereinstimmen, was die Orientierung beeinträchtigt.

E. Schiemann.

**Bateson, W. 1914. Address of the President of the British Association for the Advancement of Science.** Part I (Melbourne). Science N. S. **40**, S. 287—302. Auch Nature **93**, S. 635—642. Part II (Sidney). Science N. S. **40**, S. 319—333. Auch Nature **93**, S. 674—681.

Bateson gibt hier eine sehr aufklärende und eine an neuen Gesichtspunkten reiche Übersicht der Prinzipien, Methoden, Resultate und Konsequenzen der Mendelforschung. Die erste Adresse behandelt die Mendelsche Theorie im Vergleich zu älteren Erblichkeitstheorien und zu der Zytologie, außerdem die Natur der Gene, den Zeitpunkt der Spaltung, phylogenetische und evolutionäre Fragen. In der zweiten werden in sehr origineller und fesselnder Weise die Konsequenzen der Mendelforschung für die Rassenbiologie diskutiert.

Heribert-Nilsson.

**Pearl, R. 1914. On a general formula for the constitution of the n-th generation of a Mendelian population in which all matings are of brother  $\times$  sister.** Am. Natur. **48**, p. 491—494.

**Pearl, R. 1914. Inbreeding and relationship coefficients.** Am. Natur. **48**, p. 513—523.

Pearl, R. 1915. Some further considerations regarding cousin and related kinds of mating. Am. Natur. 49, p. 570—575.

Jennings, H. 1914. Formulae for the results of inbreeding. Am. Natur. 48, p. 693—696.

Diese Veröffentlichungen von Pearl bilden die Fortsetzung jener in Band 14, Seite 31 besprochenen Arbeiten über Inzucht und Inzuchtwirkung. Es wird zunächst die Ableitung einer Formel für die Berechnung des Anteiles heterozygoter und homozygoter Individuen an einer Population bei fortgesetzter Geschwisterpaarung gegeben.

In der zweiten Arbeit weist Pearl darauf hin, daß der in den Inzuchtkoeffizienten zum Ausdruck gebrachte Grad der Inzucht auf sehr verschiedene Weise zustande kommen kann. Es können auftreten:

1. Ahnen des Vaters des Probandus nur auf der väterlichen Seite sich wiederholend, ebenso Ahnen der Mutter des Probandus sich nur auf der mütterlichen Seite wiederholend;

2. Ahnen der väterlichen Seite unabhängig von dem wiederholten Auftreten dieser auch auf der mütterlichen Seite des Probandus bez. Ahnen der mütterlichen Seite auch auf der väterlichen Seite;

3. Ahnen des einen Elter auf der väterlichen wie mütterlichen Seite und gleichzeitig Ahnen des anderen Elter nur auf einer Seite der Stammtafel.

Die Eltern des Probandus werden in all diesen Fällen in verschiedenem Grade verwandt sein und trotzdem kann bei Berechnung des Inzuchtkoeffizienten gleicher Wert für diesen erhalten werden. Es ist daher der Inzuchtkoeffizient unter Berücksichtigung des Verwandtschaftsgrades der Eltern zu werten. An einem der Praxis entnommenen Pedigree wird dies erläutert.

Nach Weiterführung der früher berechneten Inzuchtkoeffizienten für die verschiedenen Inzuchtpaarungen ergeben sich folgende Werte:

Inzuchtkoeffizient	Anzahl der Generationen	Art der Paarungen			
		Bruder × Schwester	Elter × Kind	„single cousins“ <sup>1)</sup>	„double cousins“ <sup>1)</sup>
$Z_0$	1	0	0	0	0
$Z_1$	2	50	25	0	0
$Z_2$	3	75	50	25	50
$Z_3$	4	87,5	68,8	50	75
$Z_4$	5	93,8	81,3	68,8	87,5
$Z_5$	6	96,9	89,1	81,3	93,8
$Z_6$	7	98,4	93,8	89,1	96,9
$Z_n$	n	$\frac{2^n - 2}{2^n}$	$\frac{2^n - n - 1}{2^n}$	$\frac{2^n - 2n}{2^n}$	$\frac{2^n - 4}{2^n}$

Es ist ersichtlich, daß Paarung von „double cousins“ die nämlichen Inzuchtgrade bewirkt wie fortgesetzte Geschwisterpaarung, jedoch jeweils

<sup>1)</sup> In deutscher Sprache steht ein prägnanter Ausdruck nicht zur Verfügung; es handelt sich um den Unterschied einfacher und doppelter Verwandtschaft der gepaarten Individuen.



eine Generation später. Das gleiche Verhältnis besteht zwischen fortgesetzter Paarung von „single cousins“ und solcher von Eltern mit Nachkommen.

Die wiedergegebenen allgemeinen Formeln für  $n$  Generationen hat Jennings in der angegebenen Arbeit abgeleitet. Roemer.

**Bailey, P. G. 1914. Primary and secondary reduplication series.** Journ. Genetics 3, p. 221—227.

Auf Grund von Trows Hypothese (ref. ds. Ztschr. XI, S. 134) hatte Punnett die Zahlenverhältnisse seiner Wickenkreuzungen durch primäre und sekundäre Koppelungen erklären können (Journ. Genetics 3, p. 77—103); es ergab sich in der Tat recht gute Übereinstimmung der theoretischen und beobachteten Werte. Verf. hat die Trowsche Hypothese weiter ausgebaut. Er bezeichnet sie als „spezielle Hypothese“, sofern sie den Fall berücksichtigt, daß bei drei Faktoren nur zwei Koppelungen bestehen, das ergibt eine dritte, abgeleitete Koppelung; diese spezielle Hypothese liefert die „Fundamentalserie“:

$$1:1:1:1 \text{ für die Faktoren A u. B,}$$

$$m:1:1:m \text{ „ „ „ A u. C,}$$

$$\text{woraus } 1m + 1:1 + m:m + 1:1m + 1 \text{ „ „ „ A u. C.}$$

Dagegen bezeichnet Verf. als „allgemeine Hypothese“ diejenige, die den Fall berücksichtigt, daß drei Faktoren drei Koppelungspaare geben: man erhält dann zwei Reihen von Koppelungen:

$$a) \text{ die primäre Serie } \alpha = 1:1:1:1 \text{ (für A u. B),}$$

$$\beta = m:1:1:m \text{ ( „ A u. C),}$$

$$\gamma = n:1:1:n \text{ ( „ B u. C).}$$

(NB. Verf. setzt für seine ganzen Berechnungen  $lmn$  an Stelle von  $mnp$  bei Trow, was bei einem Vergleich beider Berechnungen außerordentlich unbequem ist;  $\alpha, \beta, \gamma$  von mir gesetzt. Ref.). Da nun die Reihen  $\alpha$  und  $\beta$  für die Faktoren B und C eine abgeleitete Koppelung nach dem Schema der Fundamentalserie ergeben, so muß diese zur Koppelung  $\gamma$  addiert werden und ergibt für  $\gamma$  eine sekundäre Koppelung; entsprechend verändern  $\beta$  und  $\gamma$  bzw.  $\alpha$  und  $\gamma$  die primären Koppelungen von A und B, bzw. A und C, so daß aus der primären Serie  $\alpha\beta\gamma$

b) die sekundäre Serie hervorgeht:

$$\alpha' = 1mn + 1:m + n:n + m:lmn + 1 \text{ für A u. B,}$$

$$\beta' = 1mn + m:n + 1:1 + n:lmn + m \text{ „ A u. C,}$$

$$\gamma' = 1mn + n:1 + m:m + 1:lmn + n \text{ „ B u. C.}$$

Auf Grund dieser Hypothese sucht Verf. die von Punnett nach der Trowschen Hypothese gegebene Erklärung der Zahlenverhältnisse seiner Wickenkreuzungen zu verändern und meint damit zu besserer Übereinstimmung zwischen beobachteten und berechneten Werten zu kommen. Er sieht die beobachteten Werte dabei als sekundäre Serie an, berechnet aus dieser rückwärtsgehend die primäre Serie und hieraus dann erst die theoretischen Werte für die sekundäre Serie, die er nunmehr mit den beobachteten vergleicht.

Abgesehen davon, daß sich die Abrundungen an den Zahlenwerten, die Verf. beim Übergang von der beobachteten Sekundärreihe zu den theoretischen Werten vornimmt, anfechten lassen, ist auch von einer Verbesserung der abgeleiteten Werte gegenüber den Punnettsschen kaum zu sprechen. Es ist auf diesem Wege in der Tat möglich, jegliches gefundene Zahlenverhältnis zu „erklären“; doch verliert man dabei ganz den sicheren Boden unter den Füßen.

Zum Schluß deutet der Verf. kurz an, wie man sich die Teilungsvorgänge in der Zelle, die zu den obigen Koppelungen führen, vorstellen könne; aber auch diese Spekulationen sind nicht geeignet, die Vorgänge in den materiellen Trägern der Vererbung dem Verständnis näher zu bringen.

E. Schiemann.

**Bernhardt, G.** (unter Mitwirkung von Dr. L. Paneth). 1914. **Über Variabilität pathogener Bakterien.** Ztschr. Hyg. u. Inf. krankh. 79, S. 179—248.

Aus dem experimentellen Teil der Arbeit, der sich mit der Variantenabspaltung bei Typhus- und Diphtheriebazillen beschäftigt, resultiert die Verifizierung der „Hypothese, daß im lebenden Organismus eine Umwandlung der Bakterien stattfindet“ — eine Tatsache, die für die Pathologie von größter Wichtigkeit ist. Es wird gezeigt, daß die gleichen Varianten, die in künstlichen Kulturen erzielt werden, auch aus dem lebenden Organismus isoliert werden können.

Die künstlich erzielten Variationstypen sind zwar bei verschiedenen Bakterien die gleichen — Knopfbildung, Verschiedenheit der Resistenz, der kulturellen, morphologischen und serologischen Merkmale — aber sie entstehen doch unter Wahrung der spezifischen Eigenart. Die Abänderungen der Resistenz bei natürlichem Vorkommen bieten eine Erklärung für den oft schwankenden Verlauf der Infektionskrankheiten. In Kulturen ist es nie gelungen, aus den oftmals abgespaltenen atoxischen Varianten wieder toxische Formen zurückzuerhalten; damit stimmt die Beobachtung überein, daß diphtheroide Formen nur aus solchen Tieren gewonnen wurden, die an Diphtherie, nie aber aus solchen, die infolge anderer Ursachen gestorben waren.

Die theoretischen Schlüsse, die aus den vorangegangenen Beobachtungen unter Heranziehung neuerer Literatur gezogen sind, sind in den Satz zusammengefaßt: „Die Ursachen der Reaktionen, die nur in der Richtung der vererbten Potenzen verlaufen können, sind ausschließlich äußere Einwirkungen“ und zwar sind es Stoffwechselvorgänge. Die Fähigkeit zu variieren haben alle Keime (ebenso Burri). Die Veränderungen erfolgen allmählich, nicht sprunghaft, der Reiz wirkt durch Summation, bis einmal die Schwelle überschritten wird; dementsprechend sind die Formen mehr oder weniger bis gar nicht reversibel. Die extremen Formen sind nur Endglieder einer kontinuierlichen Reihe und ihre Ursachen sind nur quantitativ, nicht qualitativ verschieden. Die scheinbare Sprunghaftigkeit beim Verlust der Sporogenität in den Versuchen Eisenbergs erklärt Verf. damit, daß bei diesem Merkmal eine Manifestation der Zwischengrade nicht möglich ist.

Den Ausdruck Mutation will Verf. bei den Bakterien vermeiden, da ein Kriterium dafür, ob Mutation, ob Modifikation infolge der Vermehrung durch Teilung nicht möglich ist. Da die bisher beobachteten — Verluste von Merkmalen innerhalb der Artmerkmale liegen, so kommt der Bakterienvariabilität eine artbildende Bedeutung nicht zu.

E. Schiemann.

**Engledow, F. L.** 1914. **A case of repulsion in wheat.** Proc. Cambridge Phil. soc. 17, 1914, p. 433—435.

Aus der Kreuzung von 2 Weizen mit schwarzen, unbehaarten Hüllspelzen bzw. weißen, behaarten ging eine  $F_2$  hervor von der Zusammensetzung: 120 schwarz behaart : 47 schwarz kahl : 43 weiß behaart : 3 weiß kahl. Abstoßung nach 1 : 3 gäbe die Reihe: 33 : 15 : 15 : 1 bzw. 100 : 45 : 45 : 3. Nach einer von Pearson angegebenen Methode berechnet Verf. das Abstoßungssystem 1 : 2,56.

E. Schiemann.

Schouten, S. L. Eine sproßlose Form von *Dematium pullulans* De Bary und eine sterile Zwergform von *Phycomyces nitens* Agardh. *Folia microbiologica* III (1914) Heft 2, S. 1—12, Taf. VIII—X.

Verf. untersuchte von einer Zelle ausgehend eine auf einer Glukose-Pepton-Agarplatte, die Cu-Azetat enthielt, aus der Luft erhaltene Kultur von *Dematium pullulans*. Auf dem gleichen aber Cu-freien Boden gaben einzelne längliche Zellen der an älteren Kulturen auftretenden schwarzen Schicht ein dauernd sproßloses Myzel, das auch habituell vom normalen *Dematium pullulans* stark abweicht. Die Kultur der „Mutante“ wird über 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahre fortgesetzt, die Zahl der Überimpfungen nicht mitgeteilt. Aus anderen Stämmen des gleichen Pilzes konnte Verf. die Form nicht erhalten.

Bei der Isolierung ungewöhnlich geformter Sporen eines Myzels von *Phycomyces nitens* fand Verf. ein etwa um die Hälfte niedrigeres Zwergmyzel mit sporenlosen Sporangien (*v. nana-sterilis*), das sich durch Myzelabimpfung übertragen ließ, aber einzelne normale Träger abspaltet. Verf. schließt auf Heterocaryose. Über die Nachkommen der normalen Träger wird nicht berichtet.

Burgeff.

Shull, G. H. A peculiar negative correlation in *Oenothera* hybrids. *Journ. of Genetics* 4, 1914, S. 83—102.

Die Nachkommenschaft einer geselbsteten *rubricalyx*-Pflanze von dem Aussehen des von Gates beschriebenen Typus bestand aus mehreren Phaenotypen: 1. *rubricalyx* mit rot punktierten Rosettenblättern und intensiv rotgefärbten Stengeln; 2. *rubricalyx* mit Rosettenblättern ohne rote Punkte und mit fast grünen Stengeln; 3. *rubricalyx* mit *nanella*-Statur; 4. *nanella* mit punktierten Blättern; 5. *nanella* mit Blättern ohne Punkte. Da der ursprüngliche *rubricalyx*-Typus von Gates weder *nanella* abspaltet, noch rot punktierte Blätter hat, stammt nach der Meinung des Referenten die Ausgangspflanze von Shull gewiß aus einer der Gatesschen Kreuzungen, wahrscheinlich *grandiflora*  $\times$  *rubricalyx*. Denn Gates hat diese Kreuzung mit einer *rubricalyx*-Pflanze ausgeführt, die in ihrer Aszendenz mit *nanella* gekreuzt gewesen ist. Die Spaltung in bezug auf die Pigmentierung des Stengels und Punktierung der Blätter ist auch mit einer Annahme von *grandiflora*-Abstammung erklärlich.

Auch die Kreuzungen *rubricalyx*  $\times$  *rubrinervis* und *rubricalyx*  $\times$  *Lamarckiana* wie auch die reziproken Verbindungen hat der Verf. ausgeführt, wobei immer dieselben Pflanzen reziprok Verwendung fanden. Bei sämtlichen vier Kreuzungen war die positive Korrelation zwischen intensiv rotgefärbten Knospen und dunkelrotem Stengel, die bei *rubricalyx* fest scheint, gebrochen. Shull erhielt die Kombinationen *rubricalyx*-Knospen + grünen Stengel und *Lamarckiana*-Knospen oder ganz entfärbte Knospen + stark roten *rubricalyx*-Stengel. Die positive Korrelation war also in eine negative übergegangen. Gates' Vermutung, daß die *rubricalyx*-Charaktere in verschiedenen Teilen der Pflanze auf einem einzigen Erbfaktor basieren, kann also nicht richtig sein. Auch die Auffassung von Gates, daß die stärkere Pigmentierung der *rubricalyx*-Knospen gegenüber *rubrinervis* auf einer quantitativ größeren Pigmentmenge beruhe, weist Shull zurück, denn die Pflanzen mit rotem Stengel und *rubrinervis*- oder *Lamarckiana*-Knospen produzieren quantitativ mehr Anthocyan als die Pflanzen mit *rubricalyx*-Knospen und grünem Stengel. Zuletzt polemisiert der Verf. auch gegen die Meinung von Gates, daß der Vererbungsmodus eines Charakters durch die äußerlich erkennbare physikalische oder chemische Natur dieses Charakters bestimmt ist. Denn was

äußerlich einfach erscheint, kann genotypisch zusammengesetzt sein, wie die starke Rotfärbung in Knospen und Stengel von *O. rubricalyx* zeigt.

Die Spaltungszahlen für die untersuchten Eigenschaften scheinen dem Verf. sehr unregelmäßig und nicht mit Mendelzahlen zu vereinbaren. Nach dem heutigen Stand des *Oenothera*-Problems ist dies auch nicht ohne weiteres zu erwarten. Die Spaltungszahlen bei *Oenothera* können, ebenso wie bei gewissen anderen Pflanzenarten, nicht mehr nach dem einfachen Mendelschen Schema diskutiert werden, sondern nur unter Berücksichtigung der sowohl gametischen als zygotischen Komplikationen, die während der letzten Jahre klargelegt sind (Heterogamie, Prohibition, Eliminierung, gewiß auch Epistasie, Polymerie und Reduplikation). Durch milde Skepsis gewinnen wir keine Lösung des *Oenothera*-Problems, nur durch induktive Arbeit, und für diese Arbeit scheint die erweiterte Mendelsche Regel einen ebenso guten Leitfaden für *Oenothera* wie für andere Pflanzenarten darzubieten.

Heribert-Nilsson.

**Meirowsky, E. Studien über die Fortpflanzung von Bakterien, Spirillen und Spirochäten.** Berlin. Verlag von Julius Springer. 1914. 95 Seiten mit 19 Tafeln und 1 Textfigur.

Im Jahre 1905 entdeckte Schaudinn die *Spirochaeta pallida* und stellte sie als Protozoon hin. Auf diese Ansicht gestützt, die nach ihm von vielen geteilt und verfochten wurde, baute sich die Arsenotherapie der Syphilis auf, die so große und schöne Erfolge zu verzeichnen hat. Aber wie sich so manchmal auf einem Irrtum als Grundlage Großes entwickelt hat, so auch hier. Die Spirochäten sind pflanzliche Gebilde, wie Meirowsky beweist und schon vor ihm mancher Forscher behauptet hat, ohne das große Beweismaterial an der Hand zu haben, das M. zur Verfügung steht.

Zu seinen Untersuchungen wandte M. zwei Methoden an: die Lebendfärbung mit Methyl-Methylenviolett und die Osmiumfixierung mit nachfolgender Färbung mit Pappenheims Panchromlösung. Stets wurden Kontrollpräparate mit der Farbe allein angefertigt, also ein oft gemachter Fehler ausgeschaltet, nämlich Farbstoffniederschläge mit organischen Bildungen zu verwechseln.

M. geht aus von seinen Befunden bei anderen Protophyten, um induktiv die systematische Stellung der Spirochäten festzulegen.

Gemeinsam mit Fuss untersuchte er zuerst Tuberkelbazillen aus Rein- kultur und Sputum. Er beobachtete in den Bazillen selbst Verdichtungen der chromatischen Substanz. Diese Verdichtungen ragen auf anderen Bildern aus dem Protoplasma der Bazillen heraus, oft sind sie mit dem Bazillenleib durch einen deutlichen Stiel verbunden und werden auch von ihm vollständig getrennt aufgefunden, um nach dieser Trennung wieder zu neuen Bazillen und myzeloiden Fadenformen auszuwachsen. Vor ihrer Trennung aber kann man sie bezeichnen als seiten- oder endständige Knospen, die endständigen können sich (jedenfalls durch Teilung) zu Knospendolden entwickeln, die seitenständigen zu Seitenzweigen. Sie treten damit aus der Reihe der eigentlichen Bakterien heraus und mit höheren Pilzformen in Beziehung, was auch schon früher, besonders von Metschnikoff, Fischel, Hayo Bruns, A. Cornet und Meyer und anderen Forschern angenommen worden ist. An einer Stelle, wo man wohl derartiges nicht suchen würde, nämlich in Miehle, Taschenbuch der Botanik (1909), p. 116, Fig. 238 findet sich eine Abbildung des *Bacillus radiclecola*, die diese Erscheinung bei einem anderen, nicht freilebenden Bakterium sehr schön zeigt.



Bei dem als außerordentlich polymorph schon vorher bezeichneten Hansen-Neisserschen Leprabazillus fanden sich die gleichen Erscheinungen mit der Abänderung, daß die Endknospen außerordentliche Größe annehmen können, d. h. in einer zoogloeaähnlichen Grundsubstanz sehr zahlreiche Knospen aufweisen. Auch hier wird die Beziehung zu höheren Fadenpilzen in Übereinstimmung mit Baranikow und Kedrowski, Beauchamp, Williams und besonders Reenstierna behauptet.

Mit Tiede zusammen untersuchte M. dann noch den Paratyphus B-Bazillus und den *Bacillus enteritidis* Gaertner. Bei beiden findet sich derselbe Typ von Polymorphie wie bei den vorigen Bazillen.

Die Untersuchungen an den Spirillen *Spirillum rubrum* und *tyrogenum* zeigen wieder die seiten- und endständigen Knospen, die frei werden und alsdann zu Spirillen auswachsen, sowie Doldenbildungen und seitliche Zweige mit spirillenartiger Windung.

Das sind die Vor- oder besser induzierenden Untersuchungen für die zu beweisende Pflanzennatur der Spirochäten, die für die anderen untersuchten Organismen nicht bezweifelt wurde. Meirowsky beschreibt nun weiter die Wachstums- und Fortpflanzungserscheinungen bei der *Spirochaeta pallida* (sowohl bei Gewebs- als Reinkulturformen), bei der *Spirochaeta gallinarum*, den Balantidis- und Stomatitisspirochäten, die alle dieselben oder fast gleichen Bilder darboten. Sämtliche Befunde sind mikrophotographisch fixiert.

Eine Kernstruktur ist wie bei den Bakterien nicht nachweisbar. Es fanden sich nur stärker färbare Windungen des Spirochätenleibes, die als Kerne nicht zu deuten sind. Ebenso ist es M. wie vielen anderen Autoren nicht gelungen, die von Bütschli, Schaudinn u. a. behauptete undulierende Membran und ihr bewegendes Zentrum, den Blepharoplast aufzufinden.

Endständige Geißeln waren ebenfalls nicht auffindbar. Was als solche beschrieben worden ist, ist als nichts weiter aufzufassen als außerordentlich feine, bei der Querteilung der Spirochäte zerrissene Plasmabrücken, als „Endfäden“, wie sie E. Hoffmann genannt hat.

Die Teilung ist, wie eben erwähnt, fast immer eine reine Querteilung mit oder ohne Bildung von Zwischen- und aus diesen durch Zerreißen entstehenden Endfäden, die in genau der gleichen Weise wie bei den Spirillen erfolgt. Ob auch eine Längsteilung erfolgt, ist sehr schwer zu entscheiden. Sicher beobachtet ist eine Zweiteilung der gleich zu beschreibenden Knospen und eine darauf folgende Längsspaltung ihres Stieles.

Als ein ganz sicherer Fortpflanzungsmodus aber ist ermittelt die Knospenbildung der Spirochäten. Die Knospen treten zuerst auf als stärker gefärbte Windungen der Spirochäte, treten dann plastisch aus dem Zelleib hervor, hängen mit oder ohne Stiel diesem an und werden schließlich von ihm losgelöst gefunden.

Sie sind der Ausgangspunkt für die weitere Entwicklung der Spirochäten.

Die seiten- oder endständigen Knospen oder, falls sie gestielt sind, Sprosse teilen sich durch Spaltung bis zur schließlichen Bildung von Doldenformen. Die einzeln sich ablösenden und aus dem Zerfall dieser Dolden hervorgehenden Knospen stellen nun ein Stadium in der Ontogenie der Spirochäten dar, das noch keine spiraligen Windungen aufweist. Aus ihnen gehen zuerst kurze, gerade Stiele hervor, dann eine und immer mehr Spirochätenwindungen bis zur vollendeten Spirochätenform. Die Dolden stellen also Frukifikationsorgane der Spirochäten dar und ihre einzelnen Elemente wie die einfachen Knospen Jugendformen, vielleicht auch Dauerzustände.

Welche Schlüsse lassen sich aus diesen Befunden für die Stellung der Spirochäten im System ziehen? Die Spirochäten zeigen keine für Protozoen als charakteristisch angegebenen Merkmale, d. h. keinen Kern, keinen Blepharoplast, keine undulierende Membran, dagegen eine Fortpflanzungsweise, die mit der oben beschriebenen von gewissen Bakterien genau übereinstimmt. Deren pflanzliche Natur ist niemals geleugnet worden, also läßt sich induktiv schließen, daß die Spirochäten als echte Protophyten zu deuten sind, eine Stellung, die ihnen schon von Robert Koch, Metschnikoff, Levaditi, J. Groß, Zettnow, Sobernheim und anderen Bakteriologen mehrfach zugewiesen worden, aber erst durch M.s Untersuchungen ganz einwandfrei begründet worden ist.

Einwände sind von seiten der Dermatologen reichlich gemacht worden, so reichlich, daß sie einer vollständigen Ablehnung gleich kamen. Farbstoff- und Nährbodenanlagerungen sollten die Knospen darstellen, aber ein so grober Beobachtungsfehler hätte wohl ein oder mehrere Male unbemerkt bleiben können, aber bei Tausenden von verschieden gefärbten Präparaten wäre es doch schließlich aufgefallen. Ich selbst habe mich von der Hinfälligkeit dieses Einwandes durch eigenen Augenschein überzeugen müssen, ehe ich ihn aufgab. Außerdem zeigt die Lebendbeobachtung die gleichen Erscheinungen wie das fixierte Präparat.

Ähnlich ergelt es den Einwendungen, die Knospenercheinungen seien Produkte der Plasmolyse und Plasmophyse. Die Spirochäten sind überhaupt nicht plasmophysierbar im Sinne A. Fischers. Von Degeneration oder Involution ist auch keine Rede. Die so gedeuteten Verzweigungen und Fadenformen sprechen dagegen am ehesten für eine Zugehörigkeit der Bakterien zu den höheren Pilzformen, weshalb auch die Tuberkulose- und Diphtherieerreger als *Mycobacterium* und *Corynebacterium* abgetrennt worden sind. Die Übereinstimmung aber der Befunde bei den Spirochäten mit denen bei diesen Bakteriengattungen weist auch für sie auf einen Zusammenhang mit höheren Pilzformen hin. Die Ontogenie der Spirochäten bildet also eine in etwas modifizierte Rekapitulation ihrer Phylogenie, und das macht M.s Untersuchungen für das Gebiet der induktiven Vererbungslehre wichtig, von ihrer grundlegenden Bedeutung für Medizin und Bakteriologie ganz abgesehen. Die Spirochäten wären also ihren ontogenetischen Erscheinungen nach ein prachtvolles Beispiel für auf dem Wege der Selektion abgeänderte, für eine ganz neue Umgebung, wie es das Gewebe ist, zugeschnittene Eigenschaften.

H. L. Honigsmann (zzt. Köln, Fest.-Laz. XVIII).

Gates, R. R. und Thomas, Nesta. A cytological study of *Oenothera mut. lata* und *Oe. mut. semilata* in relation to mutation. *Quartern. Journ. of Micr. Science* N. S. 59, 1914, S. 523—571.

Die Verf. berichten über zytologische Untersuchungen der Chromosomenzahl verschiedener Formen der *lata*-Gruppe von *Oenothera*. Untersucht wurden *lata*, *semilata*, mehrere Zwischenformen dieser Typen, *lata-rubricalyx* und *biennis-lata*. Sämtliche Formen hatten die Chromosomenzahl 15, während *O. Lamarckiana*, *rubrinervis*, *rubricalyx*, *nanella*, *brevistylis* und *laevifolia* alle 14 Chromosomen haben.

Das Entstehen einer *lata*-Pflanze wird so erklärt, daß bei der Reduktionsteilung der *O. Lamarckiana* zwei Chromosomen desselben Paares nach demselben Pole gehen, weshalb die eine Tochterzelle acht, die andere sechs



Chromosomen erhält. Bei Vereinigung einer Gamete mit acht Chromosomen und einer, die wie normal sieben Chromosomen enthält, wird die *lata*-Zahl realisiert. Gameten mit sechs Chromosomen betrachten die Verf. als nicht lebensfähig.

Bei der Bildung der Sexualzellen der *O. lata* müssen Gameten mit sieben und acht Chromosomen in gleicher Zahl gebildet werden, also die Kreuzung *lata*  $\times$  *Lamarckiana* im Verhältnis 1:1 aufspalten. Aber der Prozentsatz an *lata* schwankt in der betreffenden Kreuzung zwischen 5 und 45%. Die Kreuzung *lata*  $\times$  *biennis* gibt 53% an *lata*, *lata*  $\times$  *biennis* *cruciata* 60%. Die Verf. meinen, daß äußere Faktoren, die während der meiotischen Teilungen die Konstitution der Pflanze stören, diese Schwankungen der Zahlenverhältnisse verursachen.

Fertile *lata*-Pflanzen (*semilata*) müssen Nachkommen auch mit 16 Chromosomen bilden. Diese Zahl konnte aber bei keiner Pflanze konstatiert werden.

Die Verf. weisen darauf hin, daß die intermediären Formen zwischen *lata* und *semilata* vielleicht so zu erklären wären, daß der Phaenotypus verschieden ausfällt, je nachdem das Extrachromosom mit dem einen oder anderen der sieben Chromosomenpaare vereinigt wird. Sie geben aber zu, daß sieben distinkte Typen unter den Varianten nicht zu finden sind. Dem Ref. scheint es unbegreiflich, wie das Extrachromosom Typendifferenz verursachen kann. Gates nimmt nämlich an, daß die sieben Chromosomen der *O. Lamarckiana* qualitativ different sind. Das Extrachromosom ist ja aber mit einem der sieben Chromosomen identisch (hat sich nur verirrt!), hat ja also keine besonderen Eigenschaften und kann wohl dann auch keine besonderen Merkmale hervorrufen.

Die Übereinstimmung zwischen postuliert und gefunden ist in den betreffenden Untersuchungen ziemlich schlecht. Pflanzen mit 12 und 16 Chromosomen werden nicht gefunden, die erwartete Spaltung 1:1 der Kreuzung *lata*  $\times$  *Lamarckiana* tritt nicht ein; die erwähnte Erklärung der Schwankungen der Zahlenverhältnisse dieser Kreuzung, sowie die Erklärung der Differenzen innerhalb des *lata*-Typus sind ganz und gar hypothetische und sogar sehr unwahrscheinliche Konstruktionen. Eine interessante Tatsache ist ja natürlich das Konstatieren der Chromosomenzahl 15 für mehrere Formen der *lata*-Gruppe. Gleichzeitig schwächt aber dieses Resultat die Theorie von Gates, daß die veränderte Chromosomenzahl die Ursache der Habitusänderung der *lata*-Typen sei. Denn wie kann eine Änderung der Chromosomenzahl mehrere differente Typen hervorbringen? Ohne eine Annahme genotypischer Differenzen kommt man schwerlich aus, und dem Ref. scheint es wahrscheinlicher, daß der Genotypus die Chromosomenzahl bedingt als daß die Chromosomenzahl den Typus bestimmt. Die Chromosomenzahl 15 ist wahrscheinlich ein innerer morphologischer Ausdruck eines bestimmten Genotypus, ebenso wie die dicken, blassen Knospen, die breiten, buckeligen Blätter und der schmale, niedrige Stengel die äußere morphologische Manifestation desselben Genotypus sind.

Heribert-Nilsson.

## Neue Literatur.

Unter Mitwirkung von

M. Daiber-Zürich, N. Heribert-Nilsson-Landskrona,  
L. Kießling-Weihenstephan, T. Tammes-Groningen

zusammengestellt von

E. Schiemann-Berlin, G. Steinmann-Bonn.

(Im Interesse möglicher Vollständigkeit der Literaturlisten richten wir an die Autoren einschlägiger Arbeiten die Bitte, an die Redaktion Sonderdrucke oder Hinweise einzusenden, vor allem von Arbeiten, welche an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht sind.)

### **I. Lehrbücher, zusammenfassende Darstellungen, Sammelreferate über Vererbungs- und Abstammungslehre. — Arbeiten von mehr theoretischem Inhalt über Vererbung und Artbildung.**

- Anonym**, 1914. Cytological aspects of heredity. *Nature*. **93**. S. 175.  
**Arlt, Th.**, 1916. Die Heimat der Säugetiere. *Natur*. Heft I und II. S. 1—3, 26—29.  
**Adams, C. C.**, 1915. An outline of the relations of animals to their inland environments. *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.* **11**. S. 1—32.  
**Arendsen Hein, S. A.**, 1915. Variaties en erfelijkheid. Utrecht, A. Oosthoek, XII + 346 S. 8°.  
**Armstrong, E. F.**, 1914. The bearing of chemical facts on genetical constitution. *Proc. Linn. Soc.* 126<sup>th</sup> Sess. S. 12—13.  
**Bartlett, H.**, 1915. The experimental study of genetic relationships. *Am. Journ. Bot.* **2**. S. 132—155.  
**Belling, J.**, 1915. Conditions of Mendelian inheritance. *Journ. Heredity*. **6**. S. 108.  
**Belling, J.**, 1915. On the time of segregation of genetic factors in plants. *Am. Naturalist*. **49**. S. 125—126.  
**Belling, J.**, 1915. The evening primrose varieties of de Vries. *Am. Naturalist*. **49**. S. 319—320.  
**Blakeslee, A. F.**, 1915. Fancy points vs. utility. *Journ. Heredity*. **6**. S. 175—181.

- Brožek, A., 1915. Über die Isolierung von reinen Linien bei der Dominanz und Intermediartät der Merkmale (böhmisch). *Věstník*. **5**. S. 366.
- Buder, J., 1915. Chimären und Pfropfmischlinge. *Die Naturwissenschaften*. **3**. S. 6—9, 23—25, 33—36. Ill.
- Bukovansky, J., 1914. Welchen Änderungen unterliegen die landwirtschaftlichen Kulturpflanzen unter dem Einfluß von Klima und Boden? *Wiener landw. Ztg.* **64**. S. 823—828. 2 Textf.
- Burns, W., 1915. A working model of Mendelism. *Journ. Heredity*. **6**. S. 365—366.
- Calkins, G. N., 1915. Cycles and rhythms and the problem of „immortality“ in *Paramecium*. *Am. Naturalist*. **49**. S. 65—76.
- Castle, W. E., 1915. Bateson's Address, Mendelism and Mutation. *Science* N. S. **41**. S. 94—98.
- Castle, W. E., 1915. Mr. Muller on the constancy of Mendelian faktors. *Am. Naturalist*. **49**. S. 37—42.
- Castle, W. E., 1915. Selection, sugarbeets and thrips. *Am. Naturalist*. **49**. S. 121—122.
- Castle, W. E. and Fish, H. D., 1915. The black-and-tan rabbit and the significance of multiple allelomorphs. *Am. Naturalist*. **49**. S. 88—96.
- Celsing, U., 1915. *Ärftlighetslärorna och deras betydelse för lantmännen*. Stockholm, Norstedt & Söner. 40 S. 8<sup>o</sup>.
- Chodat, R., 1914. La notion d'espèce et les methodes de la botanique moderne. *Rev. univ. Bruxelles*. S. 721—744.
- Conklin, E. G., 1915. Heredity and environment in the development of men. New Jersey Princeton Univ. Press. XIV + 533 S.
- Cook, O. F., 1915. Two classes of hybrids. *Journ. Heredity*. **6**. S. 55—56.
- Correns, C., 1916. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. *Biol. Centralbl.* **36**. S. 12—24.
- Costantin, J., 1914. The development of Orchid cultivation and its bearing upon evolutionary ideas. *Smithsonian Rep. for 1913 Washington*. S. 345—358.
- Davenport, C. B., 1915. The value of Zoology to humanity. *Science* N. S. **41**. S. 337—342.
- Davis, B. M., 1915. Professor de Vries on the probable origin of *Oenothera Lamarckiana*. *Am. Naturalist*. **49**. S. 59—64.
- Davis, B. M., 1915. Additional evidence of mutation in *Oenothera*. *Am. Naturalist*. **49**. S. 702—706.
- Davis, B. M., 1915. The test of a pure species of *Oenothera*. *Proc. Am. Phil. Soc.* **54**. S. 226—245.
- Dendy, A., 1915. Progressive evolution and the origin of species. *Am. Naturalist*. **49**. S. 149—182.
- Doncaster, L., 1914. The determination of sex. Cambridge (Engl.) Univ. press, New York Putnam's Sons. XII + 172 S. 8<sup>o</sup>. 22 Taf.
- East, E. M., 1915. The phenomenon of self-sterility. *Am. Naturalist*. **49**. S. 77—88.
- East, E. M., 1915. The chromosome view of heredity and its meaning to plant breeders. *Am. Naturalist*. **49**. S. 457—494. 5 Textf.

- East, E. M.**, 1915. An interpretation of self-sterility. *Proceed. nation. Ac. Sc.* **1**. S. 95—100.
- Erdmann, Rh.**, 1915. Endomixis und ihre Bedeutung für die Infusorienzelle. *Sitzb. Ges. naturf. Fr. Berlin.* S. 277—300. 20 Textf.
- Fehlinger, H.**, 1915. Die Körpergröße des Menschen. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 177—179.
- Fehlinger, H.**, 1915. Ungleiche Geschlechtsdifferenzierung der Menschenrassen. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 327—330. 5 Textf.
- Fehlinger, H.**, 1915. Über die Vererbung der Kurzsichtigkeit. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 29.
- Fehlinger, H.**, 1915. Bastardierung beim Menschen. *Die Naturwissenschaften.* **3**. S. 524—526.
- Franz, V.**, 1915. Die Vererbung erworbener Eigenschaften im Lichte neuerer Forschungen. *Mediz. Klinik.* **11**. 277—280.
- Gates, R. R.**, 1915. On the modification of characters by crossing. *Am. Naturalist.* **49**. S. 562.
- Gates, R. R.**, 1915. An anticipatory mutationist. *Am. Naturalist.* **49**. S. 645 bis 648.
- Gates, R. R.**, 1915. The mutation factor in evolution with particular reference to *Oenothera*. *Macmillan, London.* 353 S. 8°. 114 Textf.
- Gates, R. R.**, 1915. On the nature of mutations. *Journ. Heredity.* **6**. S. 99 bis 108.
- Greenman, J. M.**, 1915. Morphology as a factor in determining relationships. *Am. Journ. Bot.* **2**. S. 111—115.
- Guenther, K.**, 1914. Gedanken zur Descendenztheorie. *Verh. Deutsch. zool. Ges.* **24**. S. 91—120.
- Guillemin, E.**, 1914. Multiplications normales et tératologiques chez les végétaux phanérogames. Considérations générales et existence d'une mosaïque épigénétique chez les végétaux. *Bull. Soc. Sc. Nancy.* **3**. XIV. S. 307—354.
- Gurwitsch, A.**, 1915. On practical vitalism. *Am. Naturalist.* **49**. S. 763 bis 770.
- Haecker, V.**, 1915. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse, mit besonderer Berücksichtigung der Wirbeltierzeichnung. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **14**. S. 260—280. 3 Textf.
- Harris, J. A.**, 1915. The value of inter-annual correlations. *Am. Naturalist.* **49**. S. 707—712.
- Hartmann, M.**, 1914. Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. *Verh. Deutsch. zool. Ges.* **24**. S. 15—50.
- Henslow, G.**, 1915. The passing of Darwinism. *Journ. R. hort. Soc. London* **41**. S. 47—53.
- Henslow, G.**, 1915. Darwin's alternative explanation of evolution. *Journ. R. hort. Soc. London.* **41**. S. 54—63.
- Hesse, O.**, 1914. Die Bedeutung der Temperatur bei der Artbildung. *Revue russe Entomologie.* **13**. S. 454—455.

- Heukels, H., 1915. Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre. *Recueil Trav. Bot. Néerlandais*. **12**. 27 S.
- Höck, F., 1915. Das Verhältnis von Familien und Arten der Gefäßpflanzen. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 90—93.
- Holmes, S. J., 1915. Unit characters. *Journ. Heredity*. **6**. S. 473—476.
- Ivanow, S., 1914. Physiologische Merkmale der Pflanzen, ihre Variabilität und ihre Beziehung zur Evolutionstheorie. *Beih. bot. Centralbl. Orig.* **32**. S. 66—80.
- Jeffrey, E. C., 1915. Some fundamental morphological objections to the mutation theory of de Vries. *Am. Naturalist*. **49**. S. 5—22.
- Jordan, E. O., 1915. Variation in Bacteria. *Proc. nat. Acad. S.* **1**. S. 160 bis 164.
- Kajanus, B., 1915. *Modärnt och ultramodärnt*. Stockholm, Norstedt & Söner. 179 S. 8°.
- Kathariner, L., 1915. Zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 257—262. 1 Textf.
- Kniep, H., 1915. Über rhythmische Lebensvorgänge bei den Pflanzen (Sammelreferat). *Vers. phys. mediz. Ges. Würzburg*. **44**. S. 107—129.
- Kniep, H., 1915. Über den rhythmischen Verlauf pflanzlicher Lebensvorgänge. *Die Naturwissenschaften*. **3**. S. 462—467, 473—477.
- Koernicke, M., 1915. Die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Gewächsen und ihre Bedeutung für die Nachkommenschaft. *Beitr. Pflanzenzüchtung*. **3**. S. 58—70.
- Kohlbrugge, J. H. F., 1915. War Darwin ein originelles Genie? *Biol. Centralbl.* **35**. S. 93—111.
- Kormos, Th., 1915. Die phylogenetische und zoogeographische Bedeutung präglazialer Faunen. *Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien*. **44**. S. 218 bis 238.
- Lakon, G., 1915. Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol. Centralbl.* **35**. S. 401—471.
- Larsson, R., 1915. Mendel citerad i svensk text 1872. *Botaniska Notiser*. S. 35—38.
- Larsson, R., 1915. *Läst och återgifvet. Populära uppsatser i naturvetenskapliga ämnen*. Malmö, Framtidens Bokförlag. 206 S. 8°.
- Laughlin, H. H., 1915. The  $F_1$  blend accompanied by genic purity. *Am. Naturalist*. **49**. S. 741—751.
- Lesage, P., 1915. Plantes salées et transmissibilité des caractères acquis. *C. R. Ac. Sc. Paris*. **161**. S. 440—442.
- Lipschütz, A., 1915. Der Ursprung des Geschlechts. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 417—425. 7 Textf.
- Little, C. C., 1915. A note on multiple allelomorphs in mice. *Am. Naturalist*. **49**. S. 122—124.
- Loeb, J., 1915. On the nature of the conditions which determine or prevent the entrance of the spermatozoon into the egg. *Am. Naturalist*. **49**. S. 257—285.
- Loeb, J., 1915. Germ cells and somatic cells. *Am. Naturalist*. **49**. S. 286 bis 305.

- Lotsy, J. P.**, 1915. Kreuzung oder Mutation die mutmaßliche Ursache der Polymorphie? *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgslehr.* **14**. S. 204—225.
- Lotsy, J. P.**, 1915. Het tegenwoordige standpunt der evolutieleer. Den Haag, M. Nijhoff. VIII + 121 S. kl. 8°.
- MacDougal, D. T.**, 1915. The experimental modification of germ plasm. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **2**. S. 253—274. 4 Textf.
- Malmberg, E.**, 1915. Ärfthigheten och dess lagar. Stockholm, Albert Bonnier. 39 S. 8°.
- Morgan, T. H.**, 1915. Allelomorphs and mice. *Am. Naturalist.* **49**. S. 379 bis 383.
- Morgan, T. H.**, 1915. The constitution of the hereditary material. *Amer. Phil. Society.* **54**. S. 143—153.
- Munk, Max**, 1914. Theoretische Betrachtungen über Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. *Biol. Centralbl.* **34**. S. 621—641.
- Natzmer, G. v.**, 1915. Über das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten. *Biol. Centralbl.* **35**. S. 30—36.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1915. Den modärna ärfthighetsläran och dess betydelse för växtodlingen. Stockholm, Nordiska Bokhandeln. 8°. 84 S.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1914. Vilka erfarenheter hava hittills vunnits rörande möjligheten av växters aklimatisering. *Landbruks-Akademiens Handlingar och Tidskrift.* S. 537—572.
- Osborn, H. F.**, 1915. Origin of single characters as observed in Fossil and living animals and plants. *Am. Naturalist.* **49**. S. 193—239. 10 Textf.
- Pearl, R.**, 1915. Studies on inbreeding VI. Some further considerations regarding cousin and related kinds of mating. *Am. Naturalist.* **49**. S. 570—575.
- Pierce, N. B.**, 1914. Origin of Species. *Nature.* **94**. S. 34.
- Pujñula, P. J.**, 1915. La vida y su evolución filogenética. Barcelona Tipogr. católica. 208 S. 25 Textf.
- Redfield, C. L.**, 1914. Dynamic evolution. New York and London. **6**. 210 S.
- Reinke, J.**, 1915. Eine bemerkenswerte Knospenvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **33**. S. 324—348.
- Rendle, A. B.**, 1915. The origin of species. Rep. 48<sup>th</sup>. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Australia 1914. London. S. 579.
- Richardson, A. E. V.**, 1915. Wheat breeding. *Journ. Heredity.* **6**. S. 123 bis 141.
- Rümker, v.**, 1914. Die Pflanzenrassenzüchtung, ihre Entwicklung und ihre wirtschaftliche Aufgabe und Bedeutung. *Schriften naturf. Ges. Danzig N. F.* **13**. S. 57—58.
- Saunders, E. R.**, 1915. The double stock, its history and behaviour. *Journ. R. hort. Soc.* **40**. S. 450—472.
- Saunders, E. R.**, 1915. The double stock. Its history and behaviour. Rep. 48<sup>th</sup>. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Australia 1914. London. S. 572.



- Schaffner, J. H., 1915. The chromosome mechanism as a basis for Mendelian phenomena. *Ohio Nat.* **25**. S. 509—518. 3 Textf.
- Schaxel, J., 1915. Die Leistungen der Zelle bei der Entwicklung der Metazoen. *Fischer-Jena*. 328 S. 49 Textf.
- Schiemann, E., 1915. Neuere Arbeiten über Bildung der Blütenfarbstoffe (Sammelreferat). *Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbgs.* **14**. S. 80 bis 96.
- Scheffelt, E., 1915. Hautfarbe und Schädelform als Rassenunterscheidungsmerkmale beim Menschen. *Kosmos*. S. 399—403. 8 Textf.
- Schulz, A., 1915. Über neue Funde von Getreideresten aus prähistorischer Zeit in den thüringisch-sächsischen Ländern. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 266—270.
- Scott, E. L. and Pike, F. H., 1915. The significance of certain internal conditions of the organism in organic evolution. 1. paper: The regulation of the physico-chemical conditions of the organism. *Am. Naturalist*. **49**. S. 321—359.
- Shull, G. H., 1915. Genetic definitions in the new standard dictionary. *Am. Naturalist*. **49**. S. 52—59.
- Sirks, M. J., 1915. Vijftig jaar na Mendels ontdekking. *De Tijdspiegel*. 31 S.
- Sirks, M. J., 1915. Geschichtliches über Pelorienblüten. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 228—231.
- Sirks, M. J., 1915. Altes und neues über Bestäubung und Befruchtung der höheren Pflanzen. *Nat. Wochenschrift N. F.* **14**. S. 729—740.
- Stickers, J., 1915. Deszendenztheorie und Urzeugung in ihrer logischen Bedeutung. *Zeitschr. f. Naturwissenschaften*. **86**. S. 321—328.
- Tröndle, A., 1915. Über physiologische Variabilität. *Ber. Nat. Ges. zu Freiburg i. Br. (Sitzung v. 15. VII. 1914)*. **21**. S. I—II.
- Tschermak, E. v., 1915. Das Fürst Liechtenstein-Pflanzenzüchtungsinstitut in Eisgrub. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*. **3**, S. 225—236. Textf. 4.
- Ude, J., 1914. Kann der Mensch vom Tier abstammen? *Graz und Wien, Styria*.
- Vetter, J., 1915. Neue Pflanzenhybriden, neue Formen und neue Standorte. *Verh. k. k. zool. bot. Ges. Sitzungsber.* **65**. S. 146—168.
- Wentworth, E. N., 1915. Prepotency. *Journ. Heredity*. **6**. S. 17—20.
- Werner, F., 1915. Einige Bemerkungen zu den Salamandra-Experimenten von Sečerov und Kammerer. *Biol. Centralbl.* **35**. S. 176—181.
- Wheldale, M., 1914/1915. Our present knowledge of the chemistry of the Mendelian Factors for Flower-Colour. *Journ. of Genetics*. **4**. S. 109. Taf. 1. Textf. 11.
- Wiesner, J. v., 1915. Naturwissenschaftliche Bemerkungen über Entstehung und Entwicklung. *Sitzber. k. Akad. Wien math. nat. Kl. Abt. I*. **124**. S. 231—254.
- Wiesner, J. v., 1914. Gedanken über den Sprung in der Entwicklung. *Deutsche Rundschau*. **40**. S. 237—247.
- Wolfe, J. J., 1915. An outline of modern workbearing on the theory of descent. *Journ. Elisha Mitchell sc. Soc.* **31**. S. 12—26.

## II. Experimentelle Arbeiten und Beobachtungen über Vererbung, Variabilität, Bastardierung und Artbildung.

### a) Pflanzen.

- Atkins, W. R. G. and Sherrard, G. O.**, 1915. The pigments of fruits in relation to some genetic experiments on *Capsicum annum*. *Sc. Proc. roy. Dublin Soc.* **14**. S. 328—338 und *Notes bot. School Trinity Coll. Dublin.* **2**. S. 247—254.
- Atkinson, G. F.**, 1914. Segregation of unit characters in the zygote of *Oenothera* with twin and triplet hybrids in the first generation. *Science.* **39**. S. 834.
- Baart de la Faille, J. C.**, 1915. On the logarithmic frequency curve and its Biological importance. *Recueil Trav. Bot. Néerlandais.* **12**. S. 349. Textf. 4.
- Babcock, E. B.**, 1915. A new walnut. *Journ. Heredity.* **6**. S. 40—45.
- Babcock, E. B.**, 1915. Walnut mutant investigations. *Proc. nation. Ac. Sc.* **1**. S. 535—537.
- Bail, O.**, 1915. Veränderungen von Bakterien im Tierkörper IX. Über die Korrelation zwischen Kapselbildung, Sporenbildung und Infektiosität des Milzbrandbazillus. *Centrabl. Bakt. Par. 1. Abt. Orig.* **75**. S. 159 bis 173.
- Bail, O.**, 1915. Veränderungen von Bakterien im Tierkörper. XI. Untersuchungen über kapsellosen Milzbrand. XII. Abschwächungsversuche am Milzbrandbazillus bei 42°. *Centralbl. Bakt. Par. 1. Abt. Orig.* **76**. S. 38—46, 330—332.
- Balfour, B.**, 1915. *Primula obconica* and its microforms. *Trans. bot. Soc. Edinburgh.* **26**. S. 301—344.
- Bartlett, H. H.**, 1914. Twelve elementary species of *Onagra*. *Cyb. Columbiana.* **1**. S. 37—56. 5 Taf. 1 Textf.
- Bartlett, H. H.**, 1915. Additional Evidence of Mutation in *Oenothera*. *Bot. Gazette.* **59**. S. 81—123. 17 Textf.
- Bartlett, H. H.**, 1915. The mutations of *Oenothera stenomerus*. *Amer. Journ. Bot.* **2**. S. 100.
- Bartlett, H. H.**, 1915. Mutation en masse. *Am. Naturalist.* **49**. S. 129—139. 9 Textf.
- Bateson, W. and Pellew, C.**, 1915. On the genetics of „Rogues“ among Culinary Peas. *Journ. of Genetics.* **5**. S. 13—36. 6 Textf.
- Beal, A. C.**, 1914. Sweet pea studies IV. *Bull. Cornell Univ. agr. Exp. Stat.* **342**. S. 215—360. 21 Taf. 24 Textf.
- Béguinot, A.**, 1914. Ricerche culturali sulle variazioni della piante. III. Casi diversi di polimorfismo e ecilogomorfismo. *Atti Acc. Veneto-Trentino-Istria.* **7**. S. 98—152.
- Belling, J.**, 1915. Linkage and semi-sterility. *Am. Naturalist.* **49**. S. 582 bis 584.
- Belling, J.**, 1915. Inheritance of pod pubescence and partial sterility in *Stizolobium crosses*. *Rept. Florida Agr. Exp. Stat.* 1914. S. LXXXII—CV.

- Bond, C. J.**, 1914/1915. On the primary and secondary sex characters of some abnormal *Begonia* flowers and on the evolution of the monoecious conditions in plants. *Journ. of Genetics*. **4**. S. 341. Taf. 2.
- Bond, C. J.**, 1915. On the sex dimorphism and secondary sex characters in some abnormal *Begonia* flowers, and on the evolution of the monoecious conditions in plants. Rep. 48<sup>th</sup> Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Australia 1914. London 1915. S. 572—573.
- Briggs, L. J. and Shantz, H. L.**, 1915. Influence of hybridization and cross-pollination on the water requirement of plants. *Journ. agr. Res.* **4**. S. 391—402. 1 Taf.
- Brown, B. S.**, 1915. Influence of stock on cion. *Journ. Heredity*. **6**. S. 152—157.
- Brožek, A.**, 1915. Über das Auftreten von pokalförmig zusammenwachsen den Cotyledonen in Kulturen von *Mimulus quinquevulnerus* bei stetiger Autogamie der Kulturexemplare (böhmisch). *Věstník*. **5**. S. 367.
- Burgess, H.**, 1915. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens* Kuntze II. *Flora*. **8**. S. 353—449. 13 Fig.
- Clauson, R. E.**, 1915. Ettersburg Strawberries. *Journ. Heredity*. **6**. S. 324 bis 332.
- Clinton, G. P.**, 1915. Chlorosis of plants with special reference to calico of tobacco. Ann. Report of 1914 Conn. Agr. Exp. Station. **1**. S. 357—424. 7 Taf.
- Cockerell, T. D. A.**, 1915. Specific and varietal characters in annual sunflowers. *Am. Naturalist*. **49**. S. 609—622. 2 Textf.
- Cook, O. F.**, 1915. Brachysm, a hereditary deformity of cotton and other plants. *Journ. agr. research* Washington. **3**. S. 387—399. 7 Taf.
- Correns, C.**, 1915. Über eine nach den Mendelschen Gesetzen vererbte Blattkrankheit (Sordago) der *Mirabilis Jalapa*. *Jahrb. wiss. Bot. (Festband)*. **56**. S. 585—616. 1 Taf. 11 Textf.
- Crane, M. B.**, 1915. Heredity of types of inflorescence and fruits in tomato. *Journ. of Genetics*. **5**. S. 1—11. Taf. 7. Textf. 2.
- Daniel, L.**, 1914. L'hybridation asexuelle, ou variation spécifique chez les plantes greffées. *Rev. gén. Bot.* **26**. S. 305—341. 8 Textf.
- Daniel, L.**, 1915. L'hybridation asexuelle, ou variation spécifique chez les plantes greffés (fin.). *Rev. gén. Bot.* **27**. S. 33—49. 3 Taf. u. Fig.
- Daniel, L.**, 1914. Xenievererbung bei einigen Bohnensorten. *Int. agr. techn. Rundschau*. **5**. S. 1098—1099.
- Davis, B. M.**, 1915. A method of obtaining complete germination of seeds in *Oenothera* and of recording the residue of sterile seed-like structures. *Proceed. Nation. Acad. Sciences*. **1**. S. 360—363.
- Detzel, L.**, 1914. Über die Ährenform des Weizens. *Fühlings landw. Ztg.* S. 561—572.
- Druce, G. C.**, 1915. A new hybrid orchid. *Habenaria Gymnadenia* × *Orchis praetermissa*. Rep. Winchester Coll. Nat. Hist. Soc. 1913—1915. S. 12—13. Ill.
- Emerson, E. E.**, 1915. Anomalous Endosperm Development in Maize and the Problem of Bud Sports. *Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **14**. S. 241—259. 1 Textf.

- Figdor, W.**, 1914. Über die panaschierten und dimorphen Laubblätter einer Kulturform der *Funkia lancifolia* Spreng. Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien Math. nat. Kl. **123**. Abt. 1.
- Frear, D. W.**, 1915. Crossing wheat flower unprotected after emasculation. Journ. Heredity. **6**. S. 350.
- Frimmel, F. v.**, 1915. *Verbascum Liechtensteinensis*, eine neue *Verbascum*-form. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **14**. S. 281—285. 3 Textf.
- Frost, H. B.**, 1915. The inheritance of doubleness in *Matthiola* and *Petunia*. I. The hypothesis. Am. Naturalist. **49**. S. 622—636.
- Fruwirth, C.**, 1915. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 173—224. Taf. 1. Textf. 12.
- Gard, M.**, 1915. Sur un hybride des *Fucus ceranoides* L. et *F. vesiculosus* L. C. R. Acad. Sc. Paris. **160**. S. 323—325.
- Gates, R. R.**, 1914/1915. On the origin and behaviour of *Oenothera rubricalyx*. Journ. of Genetics. **4**. S. 353.
- Gates, R. R.**, 1915. On successive duplicate mutations. Biol. Bull. **29**. S. 204—220.
- Gates, R. R.**, 1914. Some *Oenotheras* from Cheshire and Lancashire. Ann. Missouri Bot. Garden. **1**. S. 383—400.
- Gerbault**, 1914. Absence héréditaire de l'éperon floral dans une lignée du *Linaria Cymbalaria* Mill. Bull. Soc. Agr. Sc. et Arts, Sarthe. **45**. 5 S.
- Gertz, O.**, 1915. En variationsstatistik undersökning å *Anthemis tinctoria* L. Svensk bot. Tidskr. **9**. S. 160—172. 2 Textf.
- Gilbert, A. W.**, 1915. Heredity of colour in *Phlox Drummondii*. Journ. Agr. Res. **4**. S. 293—313. 3 Taf.
- Godfery, M. J.**, 1915. A new hybrid ophrys. Journ. Botany. **53**. S. 121. 1 Taf.
- Goebel, K.**, 1915. Induzierte oder autonome Dorsiventralität der Orchideenluftwurzeln. Biol. Centralbl. **35**. S. 209—225.
- Goodspeed, Th. H.**, 1915. Quantitative studies of inheritance in *Nicotiana* hybrids III. Univ. of California Publ. **5**. S. 223—231.
- Goodspeed, Th. H.**, 1915. Parthenogenesis, parthenocarpy and phenospermy in *Nicotiana*. Univ. California Publ. Bot. **5**. S. 249—272. 1 Taf.
- Goodspeed, J. H. and Clauson, R. E.**, 1915. Factors influencing flower size in *Nicotiana* with special reference to questions of inheritance. Am. Journ. Botany. **2**. S. 232—274.
- Gregory, R. P.**, 1914/1915. Note on the Inheritance of Heterostylism in *Primula acaulis* Jacq. Journ. of Genetics. **4**. S. 303.
- Gregory, R. P.**, 1914/1915. On Variegation in *Primula sinensis*. Journ. of Genetics. **4**. S. 305. Taf. 2.
- Gregory, R. P.**, 1915. Inheritance in certain giant races of *Primula sinensis*. Rep. 48<sup>th</sup>. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Australia 1914 London. S. 587—588.
- Griffiths, D.**, 1915. Hardier Spineless Cactus. Journ. Heredity. **6**. S. 182 bis 191.
- Günthart, A.**, 1915. Über die Blüten und das Blühen der Gattung *Ribes*. Ber. dtsch. bot. Ges. **33**. S. 75—91. 4 Textf.

- Hall, C., 1915. Variation and application in the Eucalypts. Rep. 48<sup>th</sup>. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Australia 1914 London. S. 583.
- Hallqvist, C., 1915. Brassicakreuzungen. Botaniska Notiser. S. 97—112.
- Hayes, H. K., 1915. Tobacco mutations. Journ. Heredity. **6**. S. 73—78.
- Hayes, H. K. and East, E. M., 1915. Further experiments on inheritance in Maize. Connect. Agr. Exp. stat. Bull. No. 188. 31 S. 7 Taf.
- Heckel, É., 1915. Sur le *Solanum Caldasii* Kunth (*S. guaraniticum* Hassler) et sur la mutation gemmaire culturale de ses parties souterraines. C. R. Ac. Sc. Paris. **160**. S. 24.
- Heckel, É., 1915. Sur le *Solanum Caldasii* Kunth (*S. guaraniticum* Hassler) au point de vue systématique. C. R. Ac. Sc. Paris. **160**. S. 54.
- Heckel, É., 1915. Sur la transmission par graines des effets de la castration dans les tiges de maïs. C. R. Ac. Sc. Paris. **161**. S. 338 bis 340.
- Hedrick, U. P. and Anthony, R. D., 1915. Inheritance of certain characters of grapes. Journ. Agr. Res. **4**. S. 315—330.
- Hefka, A., 1914. Orchideen-Hybriden. Österr. Gartenztg. **9**. S. 15—17.
- Henkemeyer, A., 1915. Untersuchungen über die Spaltungen von Weizenbastarden in der F<sub>2</sub>- und F<sub>3</sub>-Generation. Journ. f. Landwirtschaft. **63**. S. 97.
- Heribert-Nilsson, N., 1915. Eliminierung der positiven Homozygoten bezüglich der Rotnervigkeit bei *Oenothera Lamarckiana*. Botaniska Notiser. S. 23—25.
- Heribert-Nilsson, N., 1915. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. Lunds Universitets Årsskrift. **12**. 132 S. 17 Textf. 4<sup>o</sup>. (Auch Gradualabh.).
- Honing, J. A., 1915. Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten. Recueil Trav. Bot. Néerlandais. **12**. S. 1.
- Honing, J. A., 1915. Deli-Tabak een mengsel van typen. (holl. u. engl.) Mit 14 Tabellen. Bull. Deli-Proefstation Medan, Deli. **4**. S. 1—29.
- Jensen, A., 1914. *Caltha palustris* L. — Lidt variationsstatistik. Flora og Fauna, Silkeborg. **4**. S. 117—118.
- Johnston, F. A., 1915. Inheritance of certain characters in grapes. Journ. agr. research. **4**. S. 315—330.
- Jones, D. T., 1915. Illustration of inbreeding. Journ. Heredity. **6**. S. 477 bis 479.
- Jungelson, A., 1915. Intoxication chimique et mutation du maïs. C. R. Ac. Sc. Paris. **160**. S. 481—483.
- Kenoyer, L. A., 1915. Notes on variation in *Micranthes texana*. Proc. Journ. Ac. Sc. **21**. S. 123—124.
- Kern, F. D., 1915. The genetic relationship of parasites. Am. Journ. Bot. **2**. S. 116—131.
- Kerr, A. F. G., 1914. A hybrid *Dipterocarpus*. Journ. Linn. Soc. **11**. S. 9—12.
- Kießling, L., 1915. Untersuchungen über die Vererbung von Stickstoffgehalt und Korngröße der zweizeiligen nickenden Gerste. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 81—147.



- Klebahn, H.**, 1914. Formen, Mutationen und Kreuzungen bei einigen Oenotheren aus der Lüneburger Heide. Jahresb. Hamb. wiss. Anst. **31**. 3. Beiheft. 64 S. 11 Taf.
- Küster, E.**, 1916. Über Anthocyanzeichnung und Zellenmutation. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **33**. S. 536—537.
- Leveillé, 1914.** Deux *Carex* hybrides nouveaux pour la France. Bull. Géogr. bot. **24**. S. 285—286.
- Longo, B.**, 1914. Variazione di gemma in una *Quercia*. Ann. di Bot. **13**. S. 137—138. 1 Taf.
- Lumsden, D.**, 1914. Mendelism in melons. Bull. New Hampshire agr. Stat. **172**. S. 3—58. 5 Textf.
- Malte, M. O. and Macaun, J. M.**, 1915. Hybridisation in the genus *Viola*. Ottawa Natur. **28**. S. 161—168.
- Marshall, C. G.**, 1915. Perjugate cotton hybrids. Journ. Heredity. **6**. S. 57—64.
- Matsui, J.**, 1915. Veränderungen von Bakterien im Tierkörper. X. Versuche über die Widerstandsfähigkeit kapselhaltiger und kapselloser Milzbrandbazillen (cf. Bail). Centralbl. Bakt. u. Par. I. Abt. **75**. S. 394—398.
- Munk, M.**, 1914. Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Biol. Centralbl. **34**. S. 621—641.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1915. Gibt es erbliche Weizenrassen mit mehr oder weniger vollständiger Selbstbefruchtung? Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 1—6.
- Norton, J. B.**, 1915. Inheritance of habit in the common bean. Am. Naturalist. **49**. S. 547—561.
- Oetken, W.**, 1916. Studien über die Variations- und Korrelationsverhältnisse von Gewicht und Zuckergehalt bei Beta-Rüben, insbesondere der Zuckerrübe. I. Landw. Jahrbücher. **49**. S. 1—103.
- Oetken, W.**, 1915. Studien über die Variations- und Korrelationsverhältnisse von Gewicht und Zuckergehalt bei Beta-Rüben, insbesondere der Zuckerrübe. II. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 265—333.
- Olsson, P. G.**, 1915. Zur Variation des Choleravirus. Centralbl. Bakt. u. Par. I. Abt. Orig. **76**. S. 23—37.
- Ortlepp, K.**, 1915. Monographie der Füllungserscheinungen bei Tulpenblüten. Leipzig, O. Weigel. 267 S. 3 Taf. 8 Textf.
- Ossian-Dahlgren, K. V.**, 1915. Ein Kreuzungsversuch mit *Capsella Heegeri* Solms. Svensk bot. Tidskr. **9**. S. 397—400.
- Pearl, R. and Surface, F. M.**, 1915. Growth and variation in maize. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **14**. S. 97—203.
- Perkins, L. L.**, 1915. The pomeorange, a natural hybrid between the orange and pomelo. Journ. Heredity. **6**. S. 192.
- Perry, F. E.**, 1915. The inheritance of size in tomatoes. Ohio Nat. **15**. S. 473—495. 2 Taf.
- Pittauer, G.**, 1914. Studien über die Vielfarbigkeit von Schwarzkiefern-samenkörnern. Centralbl. ges. Forstw. Wien. **40**. 18 S.
- Rasmuson, H.**, 1915. Zur Vererbung der Blütenfarben bei der Balsamine. Botaniska Notiser. S. 79—83.



- Reinke, J., 1915. Eine bemerkenswerte Knospenvariation der Feuerbohne nebst allgemeinen Bemerkungen über Allogonie. Ber. dtsh. bot. Ges. **33**. S. 324—348.
- Richet, C., 1915. Adaptation des microbes (ferment lactique) au milieu. Ann. Inst. Pasteur. **29**. S. 22—54.
- Rosén, D., 1914. Über Blattsegmentierung bei *Carludovica palmata* R. et P. Botaniska Notiser. S. 145—154.
- Rosén, D., 1915. Några korsningsförsök över *Anemone Hepatica*. Botaniska Notiser. S. 33—34.
- Saunders, E. R., 1915. The double stock. Its history and behaviour. Rep. 48<sup>th</sup>. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Australia 1914. London. S. 572.
- Sazyperow, Th., 1914. Versuche und Beobachtungen an *Helianthus annuus* L. auf dem Versuchsfeld (russ. mit dtsh. Resümee). Bull. angew. Bot. **7**. S. 543—600. 2 Textf.
- Schaffner, J. H., 1915. Peculiar varieties of *Amaranthus reflexus*. Ohio Nat. **15**. S. 469—471. 1 Textf.
- Schmidt, J., 1915. Investigations on hops VI. On the amount of lupulin in plants raised by crossing. C. r. trav. Labor. Carlsberg. **11**. S. 165 bis 183.
- Schmidt, J., 1915. Investigations on hops VIII. On the flowering time of plants raised by crossing. C. r. trav. Lab. Carlsberg. **11**. S. 188—198.
- Schneider, H., 1915. Über einen Fall von partiellem Geschlechtswechsel bei *Mercurialis annua* ♀. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. **25**. S. 129—134.
- Schreiner, O. and Skinner, J. J., 1915. Specific action of organic compounds in modifying plant characteristics; methyl glycol versus glycol. Bot. Gazette. **59**. S. 445—463. 4 Textf.
- Servit, M., 1915. Die Korrelationen bei der Ackerbohne. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 149—171. Textf. 8.
- Shamel, A. D., 1915. Washington Navel orange. Journ. Heredity. **6**. S. 435—445.
- Shull, Ch. A., 1915. Physiological isolation of types in the genus *Xanthium*. Bot. Gazette. **59**. S. 474—483. 7 Textf.
- Sirks, M. J., 1915. Die Natur der pelorischen Blüte. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgs. **14**. S. 71—79.
- Sirks, M. J., 1915. La nature de la pélorie. Arch. Néerl. Sc. Exactes et Natur. Série III B, tome II. S. 239.
- Stäger, R., 1914. Über eine Farbenvarietät von *Viola caesia* L. Mitt. naturf. Ges. Bern 1913. S. XII—XIII.
- Stäger, R., 1914. Eine gelbfrüchtige Varietät von *Ilex aquifolium* L. Mitt. naturf. Ges. Bern 1913. **11**.
- Stark, P., 1915. Untersuchungen über die Variabilität des Laubblattquirls bei *Paris quadrifolia*. Zeitschr. f. Botanik. **7**. S. 673—766.
- Stark, P., 1915. Über die Schwankungen der Gliederzahl im Laubblattquirl von *Paris quadrifolia*. Ber. d. dtsh. bot. Ges. **33**. S. 265—273. 3 Textf.
- Stout, A. B., 1915. The origin of dwarf plants as shown in a sport of *Hibiscus oculiroseus*. Bull. Torrey bot. Club. **42**. S. 429—450. 2 Taf.

- Straus, H.**, 1914. Dominanz und Rezessivität bei Weizenbastarden. Diss. Göttingen. 53 S. 8°. 1 Taf.
- Sündermann, E.**, 1915. *Saxifraga aretioides*  $\times$  *media* G. Benth. et Walk. Allg. bot. Zeitschr. **21**. S. 22—24.
- Sündermann, E.**, 1915. Neue *Saxifraga*-Bastarde aus meinem Alpengarten. Allg. bot. Zeitschr. **21**. S. 56—59.
- Tammes, T.**, 1915. Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang. Recueil Trav. Bot. Néerlandais. **12**. S. 217—277.
- Toenniessen, E.**, 1915. Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien. Weitere Untersuchungen über Fluktuation, ihre Entstehungszeit, ihre Erblichkeit und ihre Bedeutung für die Artbildung. Centralbl. Bakt. u. Par. I. Abt. Orig. **75**. S. 97—107.
- Toenniessen, E.**, 1915. Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien. Ein Beitrag zur Entwicklungslehre. Biol. Centralbl. **35**. S. 281—330. 2 Taf.
- Ubisch, G. v.**, 1915. Analyse eines Falles von Bastardatavismus und Faktorenkoppelung bei Gerste. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **14**. S. 226—237. 5 Textf.
- Vestergaard, H. A. B.**, 1914. Jagttagelser vedrørende bladgrøntløse Bygplanter. Tidskr. f. Planteavl. **21**. S. 151—154.
- Vetter, J.**, 1915. Neue Pflanzenhybriden, neue Formen und neue Standorte. Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien. **65**. S. (146—169).
- Vollmann, F.**, 1915. Eine kurzgespornte Form des Bastardes *Platanthera bifolia*  $\times$  *chlorantha*. Mitt. bayr. bot. Ges. **3**. S. 206—207.
- Vries, H. de**, 1915. The coefficient of mutation in *Oenothera biennis* L. Bot. Gazette. **59**. S. 169—196.
- Vries, H. de**, 1915. *Oenothera gigas nanella*, a Mendelian mutant. Bot. Gazette. **60**. S. 337—345.
- Vries, H. de**, 1915. Über amphikline Bastarde. Ber. d. d. bot. Ges. **33**. S. 461—467.
- Walton, L. B.**, 1915. Variability and amphimixis. Am. Naturalist. **49**. S. 641—687. 6 Textf.
- Williams, C. V.**, 1915. Variation in pure lines. Journ. Heredity. **6**. S. 452.
- Wight, W. F.**, 1915. The varieties of plums derived from native American species. U. S. Dep. Agr. Bull. 172.
- Willis, J. C.**, 1914. On the lack of adaptation in the Tristichaceae and Podostemaceae. Proc. Roy. Soc. S. S. 532—550.
- Zederbauer, E.**, 1914. Zeitliche Verschiedenheit der Merkmale bei *Pisum sativum*. Vorl. Mitt. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **2**. S. 1—26. 6 Textf.
- Zederbauer, E.**, 1915. Untersuchungen über das Gelingen von Bastardierungen zwischen ungleichaltrigen Individuen von *Pisum sativum*. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 63—67.
- Zimmermann, W.**, 1915. Abweichende Blüten und Mißbildungen bei Orchidaceen. Allg. bot. Zeitschr. **21**. S. 49—56.

## b) Tiere.

- Anonym, 1915. Ancestry of the goat. *Journ. Heredity*. **6**. S. 519—524.
- Banta, A. und Gortner, R., 1915. Accessory appendages and other abnormalities produced in amphibian larvae through the action of centrifugal force. *Journ. exper. Zool.* **18**. S. 433—452.
- Barrows, W. M. and Philips, J. M., 1915. Color in Cocker Spaniels. *Journ. Heredity*. **6**. S. 387—397.
- Blakeslee, A. F. and Warner, D. E., 1915. Correlations between egg-laying activity and yellow pigment in the domestic fowl. *Am. Naturalist*. **49**. S. 360—368.
- Boetticher, H. v., 1915. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Klima und Körpergröße der homöothermen Tiere. *Zool. Jahrb.* **40**. S. 1—56.
- Boveri, Th., 1915. Über die Entstehung der Eugsterschen Zwitterbienen. *Arch. Entw. Mech.* **41**. S. 264—311.
- Bridges, C., 1915. A linkage variation in *Drosophila*. *Journ. exper. Zool.* **19**. S. 1—22.
- Bridges, C. B., 1914. Direct proof through non-disjunction that the sex-linked genes of *Drosophila* are borne by the x-chromosome. *Science N. S.* **40**. S. 107—109.
- Castle, W. E., 1915. Some experiments in mass selection. *Am. Naturalist*. **49**. S. 713—726.
- Castle, W. E. and Hadley, P. B., 1915. The English rabbit and the question of Mendelian Unit-character Constancy. *Am. Naturalist*. **49**. S. 23—27. 6 Textf.
- Cole, L. J., 1914. Studies on inheritance in pigeons. I. Hereditary relations of the principal colors. *Agr. Exp. Stat. Rhode Island State Coll. Bull. No. 158*. S. 313—380. 4 Taf.
- Crozier, W. S., 1915. On the number of rays in *Asterias tenuispina* Lamk. at Bermuda. *Am. Naturalist*. **49**. S. 28—36.
- Curtis, M. und Pearl, R., 1915. Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. *Journ. exper. Zool.* **19**. S. 45—60.
- Dickel, O., 1914. Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. *Biol. Centralbl.* **34**. S. 719—741; 749—800.
- Dobell, C., 1914. A commentary on the genetics of the ciliate Protozoa. *Journ. Genetics*. **4**. S. 131—190.
- Duncan, F. N., 1915. A note on the gonads of gynandromorphs of *Drosophila ampelophila*. *Am. Naturalist*. **49**. S. 455—456.
- Duncan, E. N., 1915. An attempt to produce mutations through hybridization. *Am. Naturalist*. **49**. S. 575—582.
- Fisher, R., 1915. Frequency distribution of the values of the correlation coefficient in samples from an indefinitely large population. *Biometrika*. **10**. S. 507—521.
- Fisher, R., 1915. On the distribution of the standard deviations of small samples. *Biometrika*. **10**. S. 522—529.

- Fraenkel, M.**, 1914. Röntgenstrahlenversuche an tierischen Ovarien. Arch. mikr. Anat. Abt. 2. **84**. S. 111—118.
- Gerschler, M.**, 1914. Melanismus bei Lepidopteren als Mutation und individuelle Variation. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **13**. S. 58—87.
- Hadley, P. B.**, 1915. The white leghorn. Journ. Heredity. **6**. S. 147—151.
- Haecker, V. und Kuttner, O.**, 1915. Über Kaninchenkreuzungen II. Zur Frage der Unreinheit der Gameten. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **14**. S. 49—70. 3 Taf. 1 Textf.
- Haecker, V.**, 1915. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse, mit besonderer Berücksichtigung der Wirbeltierzeichnung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **14**. S. 260—280. 3 Textf.
- Hatai, S.**, 1915. The growth of organs in the albino rat as effected by gonadectomy. Journ. exper. Zool. **18**. S. 1—68.
- Haynes, W.**, 1915. Effect of the popular sire. Journ. Heredity. **6**. S. 494 bis 495.
- Hoge, M.**, 1915. The influence of temperature on the development of Mendelian characters. Journ. exper. Zool. **18**. S. 241—298.
- Hoge, M. A.**, 1915. Another gene in the fourth chromosome of *Drosophila*. Am. Naturalist. **49**. S. 47—49.
- Hutchison, R.**, 1915. The effects of certain salts and of adaptation to high temperatures on the heat resistance of *Paramecium caudatum*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 211—224.
- Hyde, R. R.**, 1915. The origin of a new eye-color in *Drosophila repleta* and its behaviour in heredity. Am. Naturalist. **49**. S. 183—185.
- Hyde, R. R.**, 1915. A wing mutation in a new species of *Drosophila*. Am. Naturalist. **49**. S. 185—187.
- Jackson, C.**, 1915. Changes in the relation weights of the various parts, systems and organs of young albino rats held at constant body-weight by underfeeding for various periods. Journ. exper. Zool. **19**. S. 99—156.
- Lashley, K.**, 1915. Inheritance in the sexual reproduction of *Hydra*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 157—210.
- Laurens, H.**, 1915. The reactions in melanophores of *Amblystoma* larvae. Journ. exper. Zool. **18**. S. 577—638.
- Liff, J.**, 1915. Data on a peculiar Mendelian ratio in *Drosophila ampelophila*. Am. Naturalist. **49**. S. 97—120.
- Little, C. C.**, 1915. The inheritance of black-eyed white spotting in mice. Am. Naturalist. **49**. S. 727—740. 6 Textf.
- Lloyd-Jones, O.**, 1915. Studies on inheritance in pigeons. Journ. exper. Zool. **18**. S. 453—495.
- Loeb, J. und Chamberlain, M.**, 1915. An attempt of a physico-chemical explanation of certain groups of fluctuating variation. Journ. exper. Zool. **19**. S. 559—568.
- Maas, O.**, 1915. Versuche über Umgewöhnung und Vererbung beim Seidenspinner. Arch. Entw. Mech. **41**. S. 672—727.
- McDowell, E.**, 1915. Bristle inheritance in *Drosophila*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 61—98.

- Mehling, E., 1915. Über die gynandromorphen Bienen des Eugsterschen Stockes. Verh. phys. med. Ges. Würzburg N. F. **43**. S. 173—236, 8 Taf.
- Metz, C. W. and Metz, B. S., 1915. Mutations in two species of *Drosophila*. Am. Naturalist. **49**. S. 187—189.
- Middleton, A., 1915. Heritable variations and the results of selection in the fission rate of *Stylonychia pustulata*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 451 und 504.
- Morgan, T. H., 1914. Mosaics and gynandromorphs in *Drosophila*. Proc. Soc. exper. Biology and Medicine. **11**. S. 171—172.
- Morgan, T. H., 1915. The infertility of rudimentary winged females of *Drosophila ampelophila*. Am. Naturalist. **49**. S. 240—250.
- Morgan, T. H., 1915. The rôle of the environment in the realization of a sex-limited Mendelian character in *Drosophila*. Am. Naturalist. **49**. S. 385—429.
- Morgan, T. H. and Plough, H., 1915. The appearance of known mutations in other mutant stocks. Am. Naturalist. **49**. S. 318—319.
- Nachtsheim, H., 1915. Die Eugster'schen Zwitterbienen und ihre Entstehung. Nat. Wochenschrift. **30**. S. 769—777.
- Nachtsheim, H., 1915. Entstehen auch aus befruchteten Bieneiern Drohnen? Biol. Centralbl. **35**. S. 127—143.
- Newman, H., 1915. Development and heredity in heterogenic teleost hybrids. Journ. exper. Zool. **18**. S. 511—576.
- Painter, Th., 1915. The effect of carbon dioxide on the eggs of *Ascaris*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 355—379.
- Pearl, R., 1915. Mendelian inheritance of fecundity in the domestic fowl, and average flock production. Am. Naturalist. **49**. S. 306—317. 1 Textf.
- Pearl, R., 1915. Seventeen years selection of a character showing sex-linked Mendelian inheritance. Am. Naturalist. **49**. S. 595—608.
- Pearson, K., 1914. On the probability that two independent distributions of frequency are really samples of the same population with special reference to recent work on the identity of *Trypanosoma* strains. Biometrika. **10**. S. 85—143.
- Pézar, A., 1915. Transformations expérimentales des caractères sexuels secondaires chez les Gallinacés. C. R. Ac. Sc. Paris. **161**. Nr. 7.
- Prell, H., 1915. Über die Beziehungen zwischen primären und sekundären Sexualcharakteren bei Schmetterlingen. Zool. Jahrbücher. **35**. S. 183 bis 224, 593—602. 2 Taf. 3 Textf.
- Phillips, J., 1915. Eperimental studies of hybridization among ducks and pheasants. Journ. exper. Zool. **18**. S. 69—144.
- Punnett, R., 1915. Further experiments on the inheritance of coat colour in Rabbits. Journ. of Genetics. **5**. S. 37—50.
- Punnett, R. und Bailey, P., 1914. On inheritance of weight in poultry. Journ. of Genetics. **4**. S. 23—40.
- Reisinger, L., 1915. Einige Eigentümlichkeiten des albinotischen Auges der weißen Ratte. Zool. Anzeiger. **46**. S. 1—5.
- Rowan, W., Parker, K. und Bell, J., 1914. On homotyposis and allied characters in eggs of the common tern. Biometrika. **10**. S. 144—168.



- Schleip, W.**, 1914. Die Entwicklung zentrifugierter Eier von *Clepsine sexoculata*. Verh. Deutsch. zool. Ges. **24**. S. 236—253.
- Schneider-Orelli, O.**, 1915. Die Standfußschen Kreuzungsversuche mit Schmetterlingen und ihre Ergebnisse für die Vererbungslehre. Zool. Anzeiger. **45**. S. 617—624.
- Schultz, W.**, 1915. Parallele von Bastardierung und Transplantation und Rückschlüsse auf die Vererbung besonders bei mendelnden Geschlechtscharakteren. Arch. Entw. Mech. **41**. S. 120—158.
- Schultz, W.**, 1915. Schwarzfärbung weißer Haare durch Rasur und die Entwicklungsmechanik der Farben von Haaren und Federn. Arch. Entw. Mech. **41**. S. 535—557.
- Schweitzer, A.**, 1915. Über Kreuzungen zwischen *Lymantria dispar* L. und *Lymantria dispar* var. *japonica* Motsch. Entomologia Zürich u. Umgeb. **1**. S. 1—27.
- Shull, F.**, 1915. Inheritance in *Hydatina senta*. Journ. exper. Zool. **18**. S. 145—186.
- Standfuß, M.**, 1915. Beiträge zu der Schweitzerscher Arbeit (*Lymantria*-Kreuzungen). Entomologia Zürich u. Umgeb. **1**. S. 28—45.
- Stark, M.**, 1915. The occurrence of lethal factors in inbred and wild stocks of *Drosophila*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 531—558.
- Stocking, R.**, 1915. Variation and inheritance in abnormalities occurring after conjugation in *Paramaecium caudatum*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 387—450.
- Sturtevant, A. H.**, 1915. A sex-linked character in *Drosophila repleta*. Am. Naturalist. **49**. S. 189—192.
- Summer, F.**, 1915. Some studies of environmental influence, heredity, correlation and growth in the white mouse. Journ. exper. Zool. **18**. S. 325—432.
- Tschermak, A. v.**, 1915. Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer der Farbänderung. Biol. Centralbl. **35**. S. 46—63.
- Wasmann, S.**, 1915. Über Ameisenkolonien mit Mendelscher Mischung. Biol. Centralbl. **35**. S. 113—127.
- Wedekind, W.**, 1915. Die hermaphroditische Zusammensetzung der Partheno-Eier. Zool. Anzeiger. **46**. S. 126—141.
- Wright, S.**, 1915. The Albino series of allelomorphs in Guinea-pigs. Am. Naturalist. **49**. S. 140—148.
- Wrzosek, A. und Maciesza, A.**, 1915. Über die Entstehung und die Vererbung der durch Rückenmarksverletzungen hervorgerufenen Meer-schweinchenepilepsie. Arch. Rass. Ges. Biol. **11**. S. 289—298.
- Zeleny, C. and Faust, E.**, 1915. Size dimorphism in the spermatozoa from single testes. Journ. exper. Zool. **18**. S. 187—240.
- Zeleny, C. and Faust, E.**, 1915. Dimorphism in size of spermatozoa and its relation to the chromosomes. Proc. National Acad. Sciences. **1**. S. 91—94.
- Zeleny, Ch. and Mattoon, E.**, 1915. The effect of selection upon the bar eye mutant of *Drosophila*. Journ. exper. Zool. **19**. S. 515—530.



## c) Mensch.

- Cobb, M. V.**, 1915. The origin of human twins from a single ovum. *Science* N. S. **41**. S. 501—502.
- Cockayne, E.**, 1914. A piebald family. *Biometrika*. **10**. S. 197—200.
- Davenport, C. B.**, 1915. The feebly inhibited. I. Violent temper and its inheritance. *Journ. Nervous and Mental Disease*. **42**. S. 593—628.
- Davenport, C. B.**, 1915. Inheritance of temperament. *Proceed. Soc. Exper. Biol. Medecine*. **12**. S. 182.
- Davenport, C. B.**, 1915. The feebly inhibited. II. Nomadism or the wandering impulse with special reference to heredity. *Proceed. Nation. Acad. Sciences*. **1**. S. 120—122 u. *Carn. Inst. Washington Publ. No. 236*. S. 1—68.
- Davenport, C. B.**, 1915. Huntington's chorea in relation to heredity and eugenics. *Proceed. Nation. Acad. Sciences*. **1**. S. 283—285.
- Davenport, C. B.**, 1915. The feebly inhibited. III. Inheritance of temperament; with special reference to twins and suicides. *Proceed. Nation. Acad. Sciences*. **1**. S. 456—459 u. *Carn. Inst. Washington Publ. No. 236*. S. 69—158.
- Davenport, C. B.**, 1915. Hereditary fragility of bone. *Eug. Record Office Bull. No. 14*. 31 S.
- Davenport, C. B.**, 1915. A dent in the forehead. *Journ. Heredity*. **6**. S. 163—164.
- Davenport, C. B. and Laughlin, H. H.**, 1915. How to make a eugenical family study. *Eug. Record Office Bull. No. 13*. 33 S.
- Drinkwater, H.**, 1915. A brachydactylous family. *Journ. Genetics*. **4**. S. 323—340.
- Duncker, G.**, 1915. Die Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen bei Mehrlingsgeburten des Menschen und des Schweins. *Biol. Centralbl.* **35**. S. 506—539.
- Elderton, E. M. and Pearson, K.**, 1915. Further Evidence of Natural Selection in Man. *Biometrika*. **10**. S. 488.
- Hrdlicka, A.**, 1915. The peopling of America. *Journ. Heredity*. **6**. S. 79—91.
- Jordan, H.**, 1914. Hereditary lefthandedness, with a note of twinning. *Journ. Genetics*. **4**. S. 67—82.
- Manson, J.**, 1915. Hereditary syndactylism and polydactylism. *Journ. Genetics*. **5**. S. 51—63.
- Maynard, C.**, 1914. Note on a negro piebald. *Biometrika*. **10**. S. 193.
- Miller, N.**, 1915. Heredity of white fore-lock. *Journ. Heredity*. **6**. S. 165 bis 169.
- Pearson, K. and Jaederholm, G. A.**, 1914. Mendelism and the problem of mental defect. II. The continuity of Mental Defect. London. Dulan & Co. 47 S. 4 Diagramme.
- Pribram, H.**, 1915. Über die Vererbung der diabetischen Konstitution. *Centralbl. inn. Medizin*. Nr. 21.
- Riebold, G.**, 1915. Die Erbllichkeit der Struma. *Zeitschr. ind. Abst.- u. Vererbgs.* **14**. S. 1—11.

- Schwerz, F.**, 1915. Die Rechtshändigkeit des Menschen. Arch. Rassen- u. Ges. Biol. **11**. S. 299—314.
- Stannus, H.**, 1914. Congenital anomalies in a native African race. Biometrika. **10**. S. 1—24.
- Terebinskij, W.**, 1913. Über die hereditäre Übertragung der Syphilis. Russkij Wratsch. **49**.
- Thorndike, E. L.**, 1915. The resemblance of young twins in handwriting. Am. Naturalist. **49**. S. 377—379.

### III. Arbeiten über Abstammungslehre, ausgehend von Tatsachen der vergleichenden Anatomie, Physiologie (Serologie) und Entwicklungsgeschichte, der Tier- und Pflanzengeographie.

#### a) Pflanzen.

- Aase, H. C.**, 1915. Vascular Anatomy of the Megasporophylls of Conifers. Bot. Gazette. **60**. S. 277—313.
- Anastasia, G. E.**, 1914. Araldica Nicotianae. Nuove ricerche intorno alla filogenesi delle varietà di *N. tabacum* L. Boll. tecn. Colt. Tabacchi Scafati. **13**. S. 59—220. 82 Taf.
- Bessey, C. E.**, 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Missouri bot. Gard. **2**. S. 109—164. 1 Textf.
- Bower, F. O.**, 1915. Studies in the Phylogeny of the Filicales. Ann. Botany. **29**. S. 495. Taf. 2. Textf. 19.
- Burlingame, L. L.**, 1915. The origin and relationships of the Araucarians I. Bot. Gazette. **60**. S. 1—26.
- Cabbage, R. H.**, 1915. Notes on the evolution of the genus Eucalyptus. Rep. 48<sup>th</sup>. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. Australia 1914 London. S. 582—583.
- Chamberlain, Ch. J.**, 1915. A phylogenetic study of Cycads. Proceed. Nation. Acad. Sciences. **1**. S. 86—90.
- Chevalier, A. et Roehrich, O.**, 1914. Sur l'origine botanique des riz cultivés. C. R. Ac. Sc. Paris. **159**. S. 560—562.
- Coulter, J. M.**, 1915. The origin of Monocotyledony. Ann. Missouri bot. Garden. **2**. S. 175—183.
- Hall, C.**, 1914. The evolution of the Eucalyptus in relation to the cotyledons and seedlings. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. **39**. S. 473—532. 12 Taf.
- Jacobsson-Stiasny, E.**, 1914. Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen. Sitzb. K. Ak. Wiss. Wien. **123**. S. 467—604.
- Jacobsson-Stiasny, E.**, 1914. Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceen. Sitzb. K. Ak. Wiss. Wien. **123**. S. 763—800.
- Klebs, G.**, 1915. Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Jahrb. wiss. Bot. **46**. S. 734—792.
- Meirowsky, E.**, 1914. Studien über die Fortpflanzung von Bakterien, Spirillen und Spirochaeten. Berlin, J. Springer. 95 S. 19 Taf. 1 Textf.
- Murbeck, S. v.**, 1915. Om blombyggnaden hos *Alchemilla* samt om släktets gruppindelning och affiniteter. Botaniska Notiser. S. 92—96.

- Piper, C. V., 1915. The prototype of the cultivated Sorghums. Journ. Amer. Soc. Agronomy. **7**. S. 109—117.
- Plowman, A. B., 1915. Is the box elder a maple? Bot. Gazette. **60**. S. 169—192.
- Schulz, A., 1915. Über einen neuen Fund von hallstattzeitlichen Kulturpflanzen- und Unkräuter-Resten in Mitteldeutschland. Ber. d. dtsh. bot. Ges. **33**. S. 11—19.
- Schulz, A., 1915. Über eine Emmerform aus Persien und einige andere Emmerformen. Ber. dtsh. bot. Ges. **33**. S. 233—242. 1 Taf.
- Schulz, A., 1915. Über Kulturpflanzen und Unkräuter Deutschlands in prähistorischer Zeit I. Zeitschr. f. Naturwissensch. **85**. S. 1—9. 1 Taf.
- Schulz, A., 1915. Beiträge zur Kenntnis der kultivierten Getreide und ihre Geschichte IV, V. Mittelalterliche Weizen- und Roggenreste aus Mitteldeutschland. Zeitschr. f. Naturwissensch. **85**. S. 342—347, 395—396. 1 Textf.
- Schulz, A., 1915. Beiträge zur Kenntnis der Flora und Pflanzendecke des Saalebezirkes IV. Das Indigenat der Edeltanne *Abies alba* Mill. im Harze. Zeitschr. f. Naturwissensch. **85**. S. 397—402.
- Simon, J., 1914. Über die Verwandtschaftsverhältnisse der Leguminosen-Wurzelbakterien. Centralbl. Bakt. II. Abt. **41**. S. 470—479.
- Sinnott, E. W. and Bailey, J. W., 1915. Investigations on the phylogeny of Angiosperms. V. Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the Angiosperms. Amer. Journ. Bot. **2**. S. 1 bis 22. 4 Taf.
- Tischler, G., 1915. Die Periplasmodiumbildung in den Antheren der Comelinaceen und Ausblicke auf das Verhalten der Tapetenzellen bei den übrigen Monokotylen. Jahrb. wiss. Bot. **55**. S. 53—90. 1 Taf. 7 Textf.
- Willis, J. G., 1915. The origin of the Tristichaceae and Podostemaceae. Ann. Botany. **29**. S. 299—306.
- Wittmack, L., 1915. *Hirochloe odorata* mit drei Narben. Ber. dtsh. bot. Ges. **33**. S. 274—277. 1 Textf.
- Zade, A., 1914. Die Antigen-Mischmethode. Centralbl. Bakt. Par. II. Abt. **42**. S. 712—718. 2 Textf.

#### b) Tiere.

- Clark, A. H., 1915. A study of asymmetry, as developed by the genera and families of recent crinoids. Am. Naturalist. **49**. S. 521—546.
- Eycleshymer, A. C., 1915. The origin of bilaterality in vertebrates. Am. Naturalist. **49**. S. 504—517. 18 Textf.
- Farenholz, C., 1915. Über die Verbreitung von Zahnbildungen und Sinnesorganen im Vorderdarm der Selachier und ihre phylogenetische Beurteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **53**. S. 389—444. 2 Taf. 7 Textf.
- Gaus, H., 1915. Banteng (*bos sondaicus*) und Zebu (*bos indicus*) und ihr gegenseitiges Verhältnis, nebst Ausführungen über den Einfluß der Domestikation beim Banteng, Gaur, Ur und Yak. Kühnarchiv. **6**, 1. Hbb. S. 93. Taf. 5.

- Haecker, V.**, 1915. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschafts- oder Rassenanalyse, mit besonderer Berücksichtigung der Wirbeltierzeichnung. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **14**. S. 260—280.
- Harnisch, W.**, 1915. Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden. Zeitschr. wiss. Zool. **114**. S. 1—94.
- Knoop, L.**, 1915. Die Zwergrindformen aus der Umgebung von Börsum im Herzogtum Braunschweig. Landw. Jahrbücher. **48**. S. 791. Textf. 6.
- Latter, O.**, 1914. Clypeal markings of queens, drones and workers of *Vespa vulgaris*. Biometrika. **10**. S. 201—207.
- Painter, Th.**, 1915. The experimental study in cleavage. Journ. exper. Zool. **18**. S. 299—316.
- Schmidt, A.**, 1915. Über den Einfluß der Domestikation auf die mechanischen Qualitäten der Pars compacta von *Sus scrofa*. Arch. Entw. Mech. **41**. S. 472—534, 605—671. 2 Taf. 5 Textf.
- Summer, F. B.**, 1915. Genetic Studies of several geographic races of California Deer Mice. Am. Naturalist. **49**. S. 688—701.
- Tisk, L.**, 1914. Über den wahren Hermaphroditismus des Menschen und der Säugetiere. Arch. mikr. Anat. **84**. S. 119—242.

#### c) Mensch.

- Lustig, W.**, 1915. Die Retroversion und Retroflexion der Tibia bei den Europäer-Neugeborenen in ihren Beziehungen zu den prähistorischen Menschenrassen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **53**. S. 581—596. 28 Textf.
- Ziegler, H. E.**, 1915. Das Herz des Menschen in seiner phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung. Naturw. Wochenschrift. N. F. **14**. S. 593—599. 16 Textf.

### IV. Arbeiten über die cytologische Basis der Vererbungserscheinungen.

#### a) Pflanzen.

- Dorsey, M. J.**, 1915. Pollen sterility in grapes. Journ. Heredity. **6**. S. 243 bis 249.
- Miles, F. C.**, 1914/1915. A genetic and cytological study of certain types of albinism in Maize. Journ. Genetics. **4**. S. 193. Taf. 1. Textf. 9.
- Tischler, G.**, 1915. Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. Progr. Rei. Bot. **5**. S. 164—284.

#### b) Tiere.

- Fuchs, H.**, 1915. Studies in the Physiology of fertilisation. Journ. Genetics. **4**. S. 131—190.
- Kühn, A.**, 1915. Analyse der Chromatinverhältnisse und der Teilungsmechanik des Amöbenkerns mit Hilfe mehrpoliger Teilungen. Zool. Anz. **45**. S. 564—576.
- Meves, Fr.**, 1914. Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von *Ascaris megalocephala*. Arch. mikr. Anat. Abt. II. **84**. S. 89—110.

- Mohr, O. L.**, 1915. Sind die Heterochromosomen wahre Chromosomen? Arch. Zellforschung. **14**. S. 151—176.
- Morgan, T. H.**, 1915. Localisation of the hereditary material in the germ cells. Proceed. Nation. Acad. Sciences. **1**. S. 420—429.
- Morgan, T. H.**, 1915. The predetermination of sex in phylloxerans and aphids. Journ. exper. Zool. **19**. S. 285—322.
- Nachtsheim, H.**, 1915. Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Dinophilus. Ber. Nat. Ges. Freiburg i. Br. Ber. über d. Sitz. am 15. VII. 1914. **21**. S. III—XIII.
- Spemann, H.**, 1914. Über verzögerte Kernversorgung von Keimzellen. Verh. Deutsch. zool. Ges. **24**. S. 216—221.
- Sturtevant, A.**, 1915. The behavior of the chromosomes as studied through linkage. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **13**. S. 234—287.
- Tanaka, Y.**, 1915. Occurrence of different systems of gametic reduplication in male and female hybrids. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgs. **14**. S. 12—30.
- Witschi, E.**, 1914. Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Arch. mikr. Anat. Abt. II. **86**. S. 1—50.
- Witschi, E.**, 1914. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüse von *Rana temporaria*. Arch. mikr. Anat. Abt. II. **85**. S. 1—113.
- Zeleny, Ch. und Senay, C.**, 1915. Variation in head length of spermatozoa in seven additional species of insects. Journ. exper. Zool. **19**. S. 505 bis 514.
- Zweibaum, J.**, 1915. La régénération des ovaires chez *Polycelis nigra*. Arch. Entw. Mech. **41**. S. 430—471.

## V. Angewandte Vererbungslehre in Züchtung, Sociologie und Medizin.

### a) Pflanzen.

- Andrlik, K. und Urban, J.**, 1915. Über die Variabilität des Stickstoffverbrauchs der Nachkommenschaft einer und derselben Mutterrube im ersten Vegetationsjahr. Zeitschr. f. Zuckerindustrie Böhmen. S. 235 bis 240.
- Baur, E.**, 1914. Die Fortschritte der Vererbungsforschung und ihre Bedeutung für die Züchtung tropischer Kulturpflanzen, besonders der Kautschukpflanzen. Albrecht & Co. Weltefreden. 19 S.
- Coulter, J. M.**, 1914. Fundamentals of plant-breeding. New York. 346 S. 8<sup>o</sup>. Ill.
- Cramer, P. J. S.**, 1914. Wild Rubber and Selection: a series of papers about rubber, its botany, cultivation, preparation and commerce, edited on behalf of the rubbers Congress Committee. Rubber Recueil. Batavia.
- Dicenty, D.**, 1914. Am. Kir. Ampelologiai Intézet szőlő Hybridálási munkáiról 1903—től 1913-ig bezárólag (Die Weinreben-Bastardierungsarbeiten der kgl. ungar. Ampelologischen Anstalt vom Jahre 1903—1913, magyar.). Borászati Lapok. **6**.



- Edler, W.**, 1914. Über moderne Getreidezüchtung. *Fühlings landw. Ztg.* S. 572—584.
- Fallada, O.**, 1915. Bericht über im Jahre 1914 von der Versuchsstation des Zentralvereins für die Rübenzucker-Industrie Österreichs und Ungarns ausgeführte Anbauversuche mit verschiedenen Zuckerrübensamensorten. *Österr.-Ung. Zeitschr. Zuckerind. u. Landw.* **64.** S. 39—66.
- Fruwirth, C.**, 1915. Die Befruchtungsverhältnisse der Ackerbohne. *Fühlings landw. Ztg.* S. 473—478.
- Harlan, H.**, 1915. Some distinctions in our cultivated barleys with reference to their use in plant breeding. *U. S. Dep. Agr. Bur. plant industry. Bull.* **137.** 38 S. 16 Textf.
- Heusser, W.**, 1915. Untersuchungen über den anatomischen Bau der Blätter verschiedener Sommerweizensorten und die Bedeutung derselben für die Züchtung. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **3.** S. 335.
- Helweg, L.**, 1914. Kreuzungsknollen an Kohlrüben und Turnips. *Int. agrartechn. Rundschau.* **5.** S. 891—895. 5 Textf.
- Hoffmann**, 1915. Die Glimmfähigkeit der Tabakblätter als Gesichtspunkt für die Tabakzucht. *Fühlings landw. Ztg.* S. 366—371.
- Hottes, A. C.**, 1915. Garden Gladioli. *Journ. Heredity.* **6.** S. 499—504.
- Hromádko, J.**, 1915. Über den Einfluß der Entfernung einzelner Pflanzenindividuen auf die Korrelationserscheinungen bei der Zuckerrübe (böhmisch). *Věstník.* **5.** S. 411.
- Hume, A.**, 1914. Selecting and breeding corn for protein and oil in South Dakota. *Agr. Exp. Stat. Bull.* 153.
- Jensen, Hj.**, 1915. De zaadwinning van zuivere lijnen op de Ondenemingen. *Med. Proefstat. v. Voorstenlandsche Tabak.* **14.** S. 37—53.
- Johannsen, W.**, 1915. Tilsyneladende arvelig selectionsvirkning. Oversigt over det kgl. Danske Vid. Selsk. Forhandl. S. 285—306.
- Kajanus, B.**, 1914. Om rödklöfverns mångformighet. *Tidskr. f. landtmän.* S. 145—148, 160—167.
- Kajanus, B.**, 1915. Die Rübenkreuzung. *Saatzuchtanstalt Weibullsholm.* S. 10—13. Ill.
- Kajanus, B.**, 1915. Weibulls Kolibrivicker. *Weibulls ill. årsbok.* **11.** S. 15.
- Kajanus, B.**, 1916. Redogörelse för försöksarbetet med foderärter och kokärter å Weibullsholm 1914—1915. *Weibulls ill. årsbok.* **11.** S. 8—14.
- Kießling, L.**, 1915. Neue bayerische Weizenzüchtungen. *Wochenblatt d. landw. Vereins in Bayern.* Nr. **33.**
- Kießling, L.**, 1915. Über Gerstenzüchtung mit Rücksicht auf Eiweißgehalt und Korngröße. *Fühlings landw. Ztg.* **64.** Jahrg. S. 569.
- Kießling, L.**, 1915. Untersuchungen über die Vererbung von Stickstoffgehalt und Korngröße der zweizeiligen nickenden Gerste. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung.* **3.** S. 81—147.
- Leidner, R.**, 1915. Der praktische Getreidezuchtbetrieb. *Verl. Parey Berlin.* 88 S. 26 Textf.
- Lewis, C. L.**, 1917. Plant breeding problems. *Journ. Heredity.* **6.** S. 468 bis 470.



- Ljung, E.**, 1915. Försök till Petkuserrågens ytterligare förädling. Svalöfs Stjärnråg. Sveriges Utsädesf. Tidskr. **25**. S. 107—129.
- Lotsy, P.**, 1915. Grondbeginselen van oordeelkundig fokken en telen. Med. Ver. Bevord. wetensch. Teelt. **2**. S. 3—36.
- Macoun, W. T.**, 1915. Plant breeding in Canada. Journ. Heredity. **6**. S. 398—403.
- Mason, S.**, 1915. Botanical characters of the leaves of the date palm used in distinguishing cultivated varieties. U. S. Dep. Agr. Plant Industry Bull. 223. 28 S. 15 Textf.
- Mayer-Gmelin, H.**, 1915. Erste Reihe von Untersuchungen über die Bestäubungs- und Befruchtungsverhältnisse beim Rotklee. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 67—75.
- Myrtle-Shepherd, F.**, 1915. Double seeding Petunias. Journ. Heredity. **6**. S. 456—461.
- Nilsson-Ehle, H.**, 1915. De senaste resultaten af hösthvete förädlingen på Svalöf. Sveriges Utsädesf. Tidskr. **25**. S. 4—22.
- Schander, R.**, 1915. Ist die Knollenfarbe bei der Auslese der Saatkartoffeln von Einfluß? Ill. landw. Ztg. S. 229—230.
- Servit, M.**, 1912. Die Korrelationen bei der Ackerbohne. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 149—171. 8 Textf.
- Servit, M.**, 1915. Die Queteletsche Kurve und das Korrelationsschema in der Veredelungspraxis. Västnik. **5**. S. 353.
- Sirks, M. J.**, 1915. Erfelijkeidsonderzoek en tuinbouwpraktijk. Tijdschr. v. Tuinbouw. **5**. S. 237—248, 276—284.
- Stuart, W.**, 1915. Potatoe breeding and selection. U. S. Dep. Agr. Bull. 195. 35 S. 14 Taf. 2 Textf.
- Surface, F. M. and Pearl, R.**, 1915. Studies on oat breeding. II. Selection within pure lines. Bull. Maine Agr. Exp. Stat. **235**. S. 1—40. 2 Textf.
- Tritschler**, 1915. Aus der Praxis der Futterrübenzüchtung. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. **3**. S. 19—25.
- Ulander, A.**, 1915. Redogörelse för verksamheten vid Sveriges Utsädesförenings filial i Luleå år 1914. Sveriges Utsädesf. Tidskr. **25**. S. 64—80.
- Vogt, R.**, 1914. Arvelighetslære og race hygiene. Kristiania, Cammermeyer-144 S. 80.
- Weinzierl, T. v.**, 1914. Meine Gräserzüchtungen (Akklimatisationsrassen). Jahrb. u. Erfahr. Weidew. Hannover. **3**. 96 S. 39 Textf.
- Wester, P. J.**, 1914. Opportunities in plant improvement in the tropics. Philippine agr. Review. **7**, 3. S. 123—127.
- Witte, H.**, 1915. Om timotejen, dess historia, odling och formrikedom samt om förädlingsarbetena med detta vallgräs (mit deutschem Resümee). Sveriges Utsädesf. Tidskr. **25**. S. 23—44, 143—182, 199—230.

#### b) Tiere.

- Augustin, E.**, 1913. Über Korrelation zwischen Körperform und Milchleistung. Dissertation Bern.
- Disselhorst, R.**, 1915. Die Bedeutung der Anatomie und Physiologie in der Tierzucht. Kühnarchiv. **6**, 1. Halbb. S. 33. Textf. 3.

- Güldenpfeunig, H.**, 1915. Studien über die Beschaffenheit der Wolle von reinblütigen Schafen und Somalikreuzungen. Kühnarchiv. **6**, 1. Halbb. S. 85. Textf. 1.
- Haynes, W.**, 1915. Practical Dog breeding. Outing Handbooks No. 30. New York. 211 S. kl. 8°.
- Henning, R.**, 1915. Abstammung des Eklipse nach Blutteilen. Dtsch. landw. Tierzucht. **19**. S. 41—43.
- Hunnicut, B. A.**, 1915. Zebu cattle in Brazil. Journ. Heredity. **6**. S. 195 bis 201.
- Kuhlmann, A. H.**, 1915. Jersey-Angus cattle. Journ. Heredity. **6**. S. 69—72.
- Kuhlmann, A. H.**, 1915. Black and white Ayrshires. Journ. Heredity. **6**. S. 314—322.
- Meyer, F. N.**, 1915. Breeding for horns. Journ. Heredity. **6**. S. 96.
- Reis, J. M. D.**, 1915. The cattle of Brazil. Journ. Heredity. **6**. S. 203—211.
- Research Committee on Animal Breeding**, 1915. Live-stock genetics. Journ. Heredity. **6**. S. 21—31.
- Roths, G.**, 1914. Vererbungsstudien an Rindern des Jeverländer Schlages. Arb. Deutsch. Ges. Züchtungskunde. **20**. S. 1—452.
- Slocum, R. R.**, 1915. A hen that crowed poultry breeding. Journ. Heredity. **6**. S. 482—493.
- Wecke, E.**, 1915. Die frühzeitige Feststellung der Trächtigkeit bei den Haustieren. Flugschr. Deutsch. Ges. Züchtungskunde. **35**. S. 1—53.
- Wilsdorf, G.**, 1914. Tierzüchtung. 17. Flugschr. Deutsch. Ges. Züchtungskunde.

### c) Mensch.

- Davenport, C. B.**, 1915. The racial element in national vitality. Pop. Science Monthly. S. 331—333.
- Eugenics Record office**, 1914. Report on the best practical means of cutting off the defective germ plasm in the American population. 1. u. 2. Teil. Eug. Rec. Off., Cold spring Harbor N. Y. 64 u. 150 S.
- Heron, D.**, 1914. An examination of some recent studies of the inheritance factor in insanity. Biometrika. **10**. S. 356—383.
- Heron, D.**, 1914. Note on reproductive selection. Biometrika. **10**. S. 419 bis 420.
- Kohs, S. C.**, 1915. New Light on Eugenics. Journ. Heredity. **6**. S. 446—452.
- Laquer, B.**, 1914. Eugenik und Dysgenetik. Mit 3 Bildnissen. Wiesbaden, J. F. Bergmann. 62 S. 3 Textf.
- Lee, Alice**, 1915. Tuberculosis and Segregation. Biometrika. S. 530.
- Ossipow, W.**, 1913. In welcher Richtung muß man die Vererbung in der Neurologie und Psychiatrie studieren? Russkij Wratsch. **37**.
- Pearson, K.**, 1915. On the problem of sexing osteometric material. Biometrika. **10**. S. 479—487.
- Popenoe, P.**, 1915. Nature or nurture. Journ. Heredity. **6**. S. 227—240.
- Popenoe, P.**, 1915. Genealogy and Eugenics. Journ. Heredity. **6**. S. 372 bis 383.

- Rosanoff, A. J. and Martin, H. E.**, 1915. Offspring of the insane. *Journ. Heredity*, **6**. S. 355—356.
- Rucker, W. C.**, 1915. More „Eugenics Laws“. *Journ. Heredity*, **6**. S. 219 bis 226.
- Walte, H.**, 1915. Association of finger-prints. *Biometrika*, **10**. S. 421—478.

## Paläontologische Literatur.

### 1. Allgemeines.

- Field, R. M.**, 1915. Use of the Roentgen Ray in Paleontology: Skiagraphy of Fossils. *Amer. Journ. Sc.* 4. ser. **39**. S. 543—550. Taf. 8. 1 Textf.
- Shiner, H. W.**, 1914. An introduction to the study of fossils (plants and animals). New York. 464 S. Textf.
- Tesch, J. J.**, 1914. De geologische ontwikkeling der diepsee fauna. *De Gids* **78**. S. 344—366.
- Walcott, C. D.**, 1915. The Cambrian and its Problems in the Cordilleran Region. Problems of American Geology. Pt. IV. Yale University Press. New Haven.

### 2. Faunen.

- Arthaber, G. v.**, 1914. Die Trias von Bithynien (Anatolien). *Beitr. Pal. u. Geol. Österr.-Ung.* usw. **27**. S. 85—206. Taf. 11—18. 19 Textf.
- Böhm, J.**, 1914. Über eine unterenone Fauna am Vonderberge bei Osterfeld i. W. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst.* **35**. II. S. 418—423.
- Böhm, J.**, 1915. Über die unterenone Fauna bei Burgsteinfurt und Ahaus. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst.* **36**. I. S. 423—428.
- Böhm, J.**, 1915. Über die Emscher- und Unterenon-Fauna bei Sarstedt. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst.* **36**. I. S. 416—421.
- Burmester, L.**, 1914. Die Molluskenfauna des Salzbergmergels. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst.* **35**. II. S. 1—36. Taf. 1.
- Dahmer, G.**, 1915. Die Fauna der obersten Koblenzschichten von Mandeln bei Dillenburg. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst.* **36**. I. S. 174—248. 1 Taf. 1 Textf.
- Dainelli, G.**, 1915. L'Eocene Friulano. Firenze. M. Ricci. 722 S. 56 T.
- Dickerson, R. C.**, 1914. New Molluscan Species from the Martinez Eocene of South California. *Bull. Dep. Geol. Univ. California Publ.* **8**. 1 Taf.
- Dickerson, R. C.**, 1914. Fauna of the Martinez Eocene of California. *Bull. Dep. Geol. Univ. California Publ.* **8**. 13 Taf. 5 Textf.
- Diener, C.**, 1915. Japanische Triasfaunen. *Denkschr. K. Akad. d. W. Wien*. **92**. 30 S. 7 Taf. 2 Textf.
- D'Erasmo, G.**, 1914. La Fauna e l'età dei calcari a ittioliti di Pietraroia. *Palaeont. Italica*. **20**. S. 30—103. Taf. 4—10. 17 Textf.

- Etheridge, R.**, 1913. Palaeontological contributions to the Geology of Western Australia. Perth. 4 Taf.
- Fischer, E.**, 1915. Jura- und Kreideversteinerungen aus Persien. Beitr. Geol. u. Pal. Österr.-Ung. u. d. O. **27**. S. 207—273. Taf. 19—21.
- Gardner, Julia A.**, 1915. Relation on the Late Tertiary Faunas of the Yorktown and Duplin Formations. Amer. Journ. Sc. **39**. S. 305—310.
- Gerber, E.**, 1915. Rhätfossilien aus den Zwischenbildungen von Trachsel-lauen im Lauterbrunnental. Ecl. Geol. Helvetiae. **13**. Nr. 3. S. 366.
- Haaek, W.**, 1914. Über eine marine Permfauna aus Nordmexiko nebst Bemerkungen über Devon daselbst. Z. d. d. geol. Ges. **66**. Abh. S. 482—504. Taf. 38, 39. 2 Textf.
- Hüffner, E.**, 1914. Beiträge zur Kenntnis des deutschen Culms. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. I. S. 448—548. Taf. 17—20.
- Jaworski, E.**, 1915. Beiträge zur Kenntnis des Jura in Südamerika. Teil II: Spezieller, paläontologischer Teil. N. J. f. Min. usw. B.B. **40**. S. 364—456. Taf. 5—8. 1 Textf.
- Jaworski, E.**, 1915. Die Fauna der obertriadischen Nuculamerger von Misol. Wanner, Pal. v. Timor. **II**, 5. S. 71—174. 3 Taf.
- Krause, P. G.**, 1914. Über drei ostpreussische Seekalkablagerungen. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. I. S. 429—443.
- Krenkel, E.**, 1915. Die Kelloway-Fauna von Popilani in Westrußland. Paläontogr. **61**. S. 191—362. Taf. 19—28. 26 Textf.
- Lull, E. L.**, 1915. Triassic Life of the Connecticut Valley. State geol. u. nat. hist. surv. of Connecticut. Bull. Nr. 24. S. 1—285. 126 Textf.
- Martin, K.**, 1915. Die Fauna des Obereocäns von Nanggulau auf Java. B (II. Teil). Samml. Geol. R.-Mus. Leiden N. F. **2**. Heft 5. S. 179—222. Taf. 7 und 8. 5 Textf.
- Norregaard, E. M.**, 1916. Mellem-Miocäene Blokke fra Esbjerg. Medd. Dansk Geol. For. **5**. 58 S. 3 Taf. 1 Textf.
- Oppenheim, P.**, 1914. Die Eocänfauna von Besca Nuova auf der Insel Veglia. Verh. K. K. geol. Reichsanst. Wien. S. 189—202. 1 Textf.
- Penecke, K. A.**, 1915. Versteinerungen aus dem Schöckelkalk bei Graz. Centralbl. f. Min. usw. S. 243—245.
- Pree, Armstrong**, 1915. Paleontology of Boone County. West Virginia Geolog. Surv. Pt. IV. S. XVIII + 648. Taf. 1—43. 3 Textf.
- Savage, T. E.**, 1913. Stratigraphy and Paleontology of the Alexandrian Series in Illinois and Missouri. Pt. I. Bull. Illinois State Geol. Surv. **23**. S. 1—124. Taf. 1—7.
- Smith, J. P.**, 1914. The Middle Triassic marine invertebrate faunas of North America. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 83. S. 1—254. Taf. 1—99.
- Soergel, W.**, 1915. Unterer Dogger von Jefkie (Misolarchipel). Ein Nachtrag zur Stratigraphie und Biologie. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. B. S. 99—109.
- Staub, W.**, 1915. Über die Verbreitung einiger lebender und versteinelter Lamellibranchier und Gastropoden am Ausgange der Sangkulirangbai (Ostborneo), einem Ästuarium der tropischen Zone. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich. **61**. S. 120—135. Taf. 4.

- Stremme-Täuber, A.**, 1914. Zur Geologie von Baffinsland (Silurfauna). Branca-Festschrift. S. 306—323.
- Toula, Fr.**, 1914. Über eine kleine Mikrofauna der Ottunango-(Schlier-) Schichten. Verh. K. K. geol. Reichsanst. S. 203—217. 7 Textf.
- Twenhofel, W. H.**, 1914. The Anticosti Island Faunas. Geol. Surv. Canada. Mus. Bull. Nr. 3. 39 S. 1 Taf.
- Vinassa de Regny, P.**, 1913. Fossili ordoviciani di Uggura (Alpi carniche). Mem. Ist. geol. Univ. Padova. 2. S. 195—221. 1 T.
- Wanner, J.**, 1914—1916. Paläontologie von Timor. Stuttgart.
- I. Lief. 1. Welter, O. A.: Die obertriadischen Ammoniten und Nautiliden von Timor. 128 S. 36 Taf. 108 Textf.
- II. Lief. 2. Felix, J.: Jungtertiäre und quartäre Anthozoen von Timor und Obi. S. 1—46. 2 Taf.
3. Schubert, R.: Die Foraminiferen des jüngeren Paläozoikums von Timor. S. 47—59. 3 Taf.
4. Gerth, H.: Die Heterastriden von Timor. S. 61—70. 1 Taf.
5. Jaworski, E.: Die Fauna der obertriadischen Nuculamergel von Misol. S. 71—174. 3 Taf.
- III. Lief. 6. Haniel, C. A.: Die Cephalopoden der Dyas von Timor. 151 S. 11 Taf. 38 Textf.
- IV. Lief. 7. Bülow, E. v.: Orthoceren und Belemniten der Trias von Timor. 72 S. 6 Taf. 24 Textf.
8. Vinassa de Regny: Triadische Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. S. 73—118. 10 Taf. 3 Textf.
- V. Lief. 9. Tesch, P., 1916: Jungtertiäre und quartäre Mollusken von Timor. S. 1—70. Taf. 1—10.
10. Welter, O. A., 1916: Die Ammoniten und Nautiliden der ladinischen und anisischen Trias von Timor. S. 71—136. 13 Taf. 29 Textf.

### 3. Foraminiferen.

- Dettmer, F.**, 1915. Neues zum Fucoidenproblem. Centralbl. f. Min. usw. S. 285—287. 1 Textf.
- Jaeger, R.**, 1914. Foraminiferen aus den miozänen Ablagerungen der Windischen Büheln in Steiermark. Verh. K. K. geol. Reichsanst. S. 123—141.
- Klähn, H.**, 1914. Die Fossilien des Tertiärs (Mitteloligozän) zwischen Lauch und Fecht. I. Foraminiferen. In: Die Geologie der Umgebung von Colmar (Abh. D. naturhist. Ges. Colmar) S. 179—276. Taf. 1—3.
- Liebus, A.**, 1914. Über einige Foraminiferen aus dem „Tassello“ bei Triest. Verh. K. K. geol. Reichsanst. S. 141—145.

### 4. Spongien und Coelenteraten.

- Behnke, K. †**, 1915. Die Stromatoporen der nordischen Silurgeschiebe in Norddeutschland und Holland. Paläontogr. 61. 4. Lief. S. 147—190. Taf. 16—18
- Brown, Th. C.**, 1915. The Development of the Mesenteries in the Zooids of Anthozoa and its Bearing upon the Systematic Position of the Rugosa. Amer. Journ. Sc. 4. ser. 39. S. 535—542. 11 Textf.



- Hadding, A.**, 1915. Der mittlere Dicellograptusschiefer auf Bornholm. Kgl. Fysiogr. Sällk. Handl. **26**. 48 S. 4 Taf.
- Hundt, R.**, 1915. Die Entwicklung der Monograpten. Pal. Zeitschr. **2**. S. 75—80. 28 Textf.
- McLearn, F. H.**, 1915. The Lower Ordovician (Tetragraptus-Zone) at St. John, New Brunswick, and the New Genus Protistograptus. Amer. Journ. Sc. 4. ser. **40**. S. 49—59. 2 Textf.
- Manek, E.**, 1913/14. Retiolites macilentus Törnq. Z. f. Naturwiss. **85**. S. 101—104.
- Oppliger, F.**, 1915. Die Spongien der Birmensdorfer Schichten des schweizerischen Jura. Abh. Schweiz. Pal. Ges. **40**. 84 S. 12 Taf.
- Princiipi, P.**, 1915. Spugne perforanti fossili della Patagonia e di altri località del territorio argentino. Rend. R. Acc. dei Lincei. **24**. S. 344 bis 347. 1 Taf.
- Raymond, P. E.**, 1914. A Beatricea-like organism from Middle Ordovician. Geol. Surv. Canada Mus. Bull. Nr. 5. S. 1—19. Taf. 1—4.
- Vinassa de Regny, P.**, 1915. Triadische Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. Paläont. v. Timor herausg. v. J. Wanner. IV. Lief. Nr. 8. 45 S. 10 Taf. 3 Textf.

### 5. Echinodermen.

- Clark, A. H.**, 1915. A Study of the Recent Crinoids which are Congeneric with Fossil Species. Amer. Journ. Sc. 4. ser. **40**. S. 60—66.
- Foerste, Aug. F.**, 1914. Notes on Agelacriniidae, with descriptions of Thresherodiscus and Brockocystis. Bull. Sc. Lab. Denison Univ. **17**. S. 399—487. Taf. 1—6. 8 Textf.
- Hudson, G. H.**, 1915. Some Fundamental Types of Hydrospires, with Notes on Porocrinus smithi Grant. Bull. Univ. State of New York No. 601 (New York State Mus. Bull. No. 177) S. 163—165. Taf. 1 und 2.
- Jackel, O.**, 1914. Lodanella mira, ein Edriocrinide. Paläont. Zeitschr. **1**, 3. S. 382—385. 5 Textf.
- Kew, W. S. W.**, 1915. Tertiary Echinoids from the San Pablo group of Middle California. Bull. Dep. Geol. Univ. California Publ. **8**. 2 Taf.
- Nielsen, K. Br.**, 1915. Rhizocrinus maximus n. sp. og nogle Bemaerkninger om Bourgueticrinus danicus Br. N. Meddel. Dansk Geol. For. **4**. S. 391 bis 394. 2 Textf.
- Wanner, J.**, 1915. Neues über Lodanella mira E. Kays. Paläont. Zeitschr. **2**. S. 81—87. 1 Textf.
- Wood, E.**, 1914. Use of crinoid arms in studies of phylogeny. New York.

### 6. Bryozoen.

- Vinassa de Regny, P.**, 1915. Triadische Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. Paläont. v. Timor herausg. v. J. Wanner. IV. Lief. Nr. 8. 45 S. 10 Taf. 3 Textf.



## 7. Brachiopoden.

- Quiring, H.**, 1914. Beiträge zur Kenntnis der Spiriferenfauna des Mitteldevons. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. I. S. 327—335. Taf. 13.
- Thomas, Ivor**, 1914. The British Carboniferous Producti. I. Genera Pustula and Overtonia. Mem. Geol. Surv. Great Britain. Palaeontology. vol. I. pt. IV. S. 197—366. Taf. 17—20. 10 Textf.
- Weller, St.**, 1914. The Mississippian Brachiopoda of the Mississippi Valley Basin. Illinois Geol. Surv. Mon. I. 2 vol. S. 1—508. Taf. 1—83. 36 Textf.

## 8. Mollusken.

- Carulli-Irelli, S.**, 1914. Fauna Malacologica Mariana. Part. VII. Palaeont. Ital. **20**. S. 183—277. Taf. 15—23.
- Cockerell, A.**, 1914. Tertiary Mollusca from New Mexico and Wyoming. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 101—108. Taf. 8—10.
- Doello-Jurado, M.**, 1915. Algunos Moluscos marinos terciarios procedentes de un pozo surgente cerca de La Plata. Boletín d. l. Soc. Physis. S. 592—598.
- Fischer, K. und Wenz, W.**, 1914. Das Tertiär in der Rhön und seine Beziehungen zu anderen Tertiärablagerungen. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. II. S. 37—75. Taf. 2.
- Jhering, H. v.**, 1914. Catalogo de Molluscos cretaceos e terciarios da Argentina da collecção do auctor. Notas Preliminares edit. pela Redacc. da Revista do Museu Paulista. **1**. Fasc. 3. S. 1—148. Taf. 1—3.
- Jaekel, O.**, 1915. Über fragliche Tunicaten aus dem Perm Siziliens. Palaeont. Zeitschr. **2**. S. 66—74. Taf. 1. 2 Textf.
- Menzel, H.**, 1914. Über die spätglazialen Conchylienfaunen Ostpreußens. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. II. S. 354—365.
- Suter, H.**, 1914. Revision of the Tertiary Mollusca of New Zealand, based on type material. Part. I. New Zealand Geol. Survey. Palaeont. Bulletin **2**. 64 S. 17 Taf.
- Tesch, P.**, 1916. Jungtertiäre und quartäre Mollusken von Timor. Wanner, Pal. v. Timor. **V**, 9. S. 1—70. Taf. 1—10.

## a) Lamellibranchiaten.

- Böhm, J.**, 1914. Zusammenstellung der Inoceramen der Kreideformation (Nachtrag). Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. I. S. 595—599.
- Böhm, J.**, 1914. Zur Gattung Pleurophorus King und Myoconcha Sow. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. I. S. 549—561. Taf. 21.
- Böhm, J.**, 1914. Über die Verbreitung des Inoceramus (Volvicceramus) Koeneni G. Müll. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. II. S. 424—425.
- Böhm, J.**, 1915. Inoceramen aus dem subhercynen Emscher und Untersenen. Z. d. g. Ges. **67**. B. Monatsb. S. 181—183.
- Cockerell, A.**, 1914. Land Shells from the Tertiary of Wyoming. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 323—326. 5 Textf.

- Diener, C.**, 1915. Zur systematischen Stellung der Pelecypodengattung *Pomarangina*. *Centralbl. f. Min. usw.* S. 129—131.
- Hennig, E.**, 1914. Die Invertebratenfauna der Saurierschichten am Tendaguru. *Arch. f. Biontologie*. **3**. Heft 4. S. 157—185. Taf. 14. 1 Textf.
- Krumbeek, L.**, 1915. Zur systematischen Stellung der Pelecypodengattung *Pomarangina*. *Centralbl. f. Min. usw.* S. 419—422.
- Lamarek**. *Catalogue illustré de la Collection 1914*. Mus. d'Hist. Nat. de Genève 3 e Livr. *Conchifères Dimyaires Fossiles*. 37 Taf.

### b) Gastropoden.

- Cipolla, Fr.**, 1914. Le Pleurotomidi del Pliocene di Altavilla (Palermo). *Palaeont. Ital.* **20**. S. 105—181. Taf. 12—14.
- English, W. A.**, 1914. The Agasoma-like Gastropode of the California Tertiary. *Bull. Dep. Geol. Univ. California Publ.* **8**. 2 Taf.
- Fischer, K. und Wenz, W.**, 1914. Die Landschneckenkalke des Mainzer Beckens und ihre Fauna. *Jahrb. Nassauisch. Verein f. Naturk. Wiesbaden*. **67**. S. 21—154. Taf. 4—11.
- Fischer, K. und Wenz, W.**, 1914. Das Tertiär in der Rhön und seine Beziehungen zu anderen Tertiärlagerungen. *Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst.* **35**. II. S. 37—75. 2 + 1 Taf. 10 Textf.
- Kirchner, H. S.**, 1915. Mitteldevonische Gastropoden von Soetenich in der Eifel. *Verh. Naturh. Ver. Rheinl. u. Westf.* **71**. 1914. S. 189—261. Taf. 2.
- Strübin, K.**, 1915. Geologische Mitteilungen aus dem Baseler Jura. 4. H.: *Nerinea basileensis* Thurm. aus dem unteren Hauptrogenstein der Umgebung von Basel. *Verh. Nat. Ges. Basel*. **27**. S. 5—10. 6 Textf.
- Wenz, W.**, 1915. Die fossilen Arten der Gattung *Strobilops* Pilsb. und ihre Beziehungen zu den lebenden. *N. J. f. Min. usw.* 1915 II. S. 63—88. Taf. 4. 12 Textf.

### c) Cephalopoden.

- Bülow, E. v.**, 1915. Orthoceren und Belemniten der Trias von Timor. *Paläont. v. Timor herausg. v. J. Wanner*. IV. Lief. Nr. 7. 72 S. Taf. 1—6. 24 Textf.
- Diener, C.**, 1914. Ammoniten aus der Untertrias von Madagaskar. *Sitzb. Kais. Ak. Wiss. Wien*. **123**. S. 1—12. 1 Taf.
- Frech, Fr.**, 1915. Loses und geschlossenes Gehäuse der tetrabranchiaten Cephalopoden. *Centralbl. f. Min. usw.* S. 593—606. 4 Textf.
- Frech, F.**, 1915. Über Scaphites. I. Die Bedeutung von Scaphites für die Gliederung der Oberkreide. *Centralbl. f. Min. usw.* S. 553—568. 14 Textf. II. Über die Rückbildung der Skulptur bei der jüngsten Scaphitenart. *Ebenda* S. 617—621. 2 Textf.
- Haniel, C. A.**, † 1915. Die Cephalopoden der Dyas von Timor. *Paläont. v. Timor III*, 4. 153 S. 11 Taf. 38 Textf.
- Model, R.**, 1914. Ammonitenfauna der Macrocephalenschichten des nord-westlichen Frankenjura und über das Genus *Macrocephalites*. Erlangen.

- Pia, J. v.,** 1914. Untersuchungen über die Gattung *Oxynoticeras* usw. Abh. K. K. geol. Reichsanst. **23.** Heft 1. 179 S. 13 Taf. 5 Textf.
- Salfeld, H.,** 1914. Über einige stratigraphisch wichtige und einige seltene Arten der Gattung *Perisphinctes* aus dem oberen Jura Nordwestdeutschlands. Jahrb. Niedersächs. geol. Ver. **7.** S. 231—251. Taf. 11 bis 13. 4 Textf.
- Salfeld, H.,** 1915. Monographie der Gattung *Cardioceras* Neum. und Uhl. T. I. Die *Cardioceraten* des oberen Oxford und Kimmeridge. Zeitschr. d. geol. Ges. **67.** Abh. S. 149—204. Taf. 16—20. 7 Textf.
- Sobolew, D.,** 1914. Über *Clymenien* und *Goniatiten*. Paläont. Zeitschr. **1.** 3. S. 348—378. Taf. 8 und 9. 32 Textf.
- Stolley, E.,** 1914. Zur Kenntnis der Kreide Helgolands. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35.** I. S. 562—574. Taf. 22.
- Welter, O. A.,** 1916. Die *Ammoniten* und *Nautiliden* der ladinischen und anisischen Trias von Timor. Wanner, Pal. v. Timor. **V,** 10. S. 71 bis 136. 13 Taf. 29 Textf.

## 9. Würmer und Arthropoden.

- Cockerell, T. D. A.,** 1914. The Fossil and Recent *Bombyliidae*. Bull. Amer. Mus. N. H. **33.** S. 229—236. 20 Textf.
- Cockerell, T. D. A.,** 1914. New and Little-known Insects from the Miocene of Florissant, Colorado. Journ. of Geol. **22.** S. 714—724. 11 Textf.
- Gertz, O.,** 1914. Fossila zoocécidien a kvartära växtlämningar. Geol. För. i. Stockh. Förh. **23.** 8 S. 2 Taf.
- Högbom, A. G.,** 1915. Zur Deutung der *Scolithus*-Sandsteine und „Pipe Rocks“. Bull. Geol. Inst. Upsala. **13.** S. 45—60. 5 Textf.
- Jackel, O.,** 1914. Ein großer *Pterygotus* aus dem rheinischen Unterdevon. Paläont. Zeitschr. **1,** 3. S. 379—382. 4 Textf.
- Jaworski, E.,** 1915. Die systematische und stratigraphische Stellung von „*Torlessia Mackayi*“ Bath. (= *Terebellina*) von Neuseeland. Centralbl. f. Min. usw. S. 504—512. 1 Textf.
- Meunier, F.,** 1915. Über einige fossile Insekten aus den Braunkohlenschichten (Aquitani) von Rott (Siebengebirge) I. und II. Teil. Zeitschr. d. geol. Ges. **67.** A. S. 205—217. Taf. 21—25. 6 Textf.
- Moberg, J. Chr.,** 1914. Nya Bidrag till Kännedom om Sveriges Silur-cirripeder. Meddel. fr. Lunds Geologiska Fältklub No. 20. — Geol. För. i. Stockh. Förh. **36.** A. S. 485—495. 12 Textf.
- Ravn, J. P. J.,** 1915. Om fossile *Terebellide*-Rør fra Danmark. Meddel. Dansk Geol. For. **4.** S. 383—390. 3 Textf.
- Richter, R.,** 1914. Neue Beobachtungen über den Bau der *Trilobitengattung Harpes*. Zool. Anz. **45.** S. 146—152. 4 Textf.
- Schuler, E. W.,** 1915. A New Ordovician *Eurypterid*. Amer. Journ. Sc. 4. ser. **39.** S. 551—554. 6 Textf.
- Wedekind, R.,** 1914. Paläontologische Beiträge zur Geologie des Kellerwaldes. II. T. *Trilobiten*. Abh. Preuß. Geol. Landesanst. N. F. H. **69.** S. 21—83. Taf. 1—5. 26 Textf.

- Wickham, H. F.**, 1914. New Miocene Coleoptera from Florissant. Bull. Mus. Comp. Zool. **58**. No. 11. S. 423—494. Taf. 1—16.

### 10. Wirbeltiere.

- Hennig, H.**, 1915. Über dorsale Wirbelsäulenkrümmung fossiler Vertebraten. Centralbl. f. Min. usw. S. 575—577.  
**Jackel, O.**, 1915. Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel. Anat. Anzeiger. **48**. S. 1—19. 6 Textf.

### 11. Fische.

- Bassani, F.**, 1914. Sopra un pesce fossile degli scisti calcareo-marnosi triasici del Galletto presso Laveno sul Lago Maggiore. Boll. R. Com. Geol. d'Italia. **44**. S. 101—105. 1 Taf.  
**Hennig, R.**, 1915. Eine neue Platte mit Semionotus capensis. Sitzb. Ges. naturf. Fr. Berlin. S. 49—52. Taf. 3.  
**Hennig, E.**, 1915. Otolithen von Palaeoniscus. Sitzb. Ges. naturf. Fr. Berlin. S. 52—55.  
**Quitow, W.**, 1914. Die Tiefbohrung Christnacht bei Kattowitz, ein neuer Aufschluß mariner Fauna im oberschlesischen Carbon. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. I. S. 575—594.  
**Stromer, E. v.**, 1914. Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliozän des Natrontales (Ägypten). 4. Fische: a) Dipnoi: Protopterus. Z. d. d. geol. Ges. **66**. Monatsb. S. 420—425. 4 Textf.

### 12. Amphibien und Reptilien.

- Bayer, Fr.**, 1915. Die Saurier der böhmischen Kreideformation. Bull. intern. Acad. d. Sc. Bohême. S. 1—6.  
**Broili, F.**, 1915. Über Capitosaurus arenaceus Münster. Centralbl. f. Min. usw. S. 569—575. 2 Textf.  
**Brown, B.**, 1914. Anchiceratops, a new genus of Horned Dinosaurs from the Edmonton Cretaceous of Alberta. With discussion of the origin of the Ceratopsian Crest and the Brain Casts of Anchiceratops and Trachodon. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 539—548. Taf. 29—37. 1 Textf.  
**Brown, B.**, 1914. A Complete Skull of Monoclonius, from the Belly River Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 549—558. Taf. 38—40. 2 Textf.  
**Brown, B.**, 1914. Corythosaurus casuarius, a new Crested Dinosaur from the Belly River Cretaceous, with provisional classification of the Family of Trachodontidae. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 559—566. Taf. 41.  
**Brown, B.**, 1914. Leptoceratops, a new Genus of Ceratopsia from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 567 bis 580. Taf. 42. 19 Textf.  
**Dollo, L.**, 1914. Sur la Découverte de Téléosauriens Tertiaires au Congo. Bull. Acad. roy. Belgique Cl. d. Sc. S. 288—298.

- Gilmore, Ch. W., 1914. Osteology of the Armored Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the Genus *Stegosaurus*. Smiths. Inst. U. S. Nat. Mus. Bull. 89. 136 S. 37 Taf. 73 Textf.
- Hennig, E., 1915. *Kentrosaurus aethiopicus*, der *Stegosauride* des Tendaguru. Sitzb. Ges. naturf. Fr. Berlin. S. 219—247. 14 Textf.
- Janensch, W., 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguru-Schichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. Archiv. f. Biont. 3. Heft 1. S. 81—110. 12 Textf.
- Loomis, F. B., 1915. A New Mosasaur from the Ft. Pierre. Amer. Journ. Sc. 4. ser. 39. S. 555—566. 9 Textf.
- Lull, S. L., 1915. Triassic Life of the Connecticut Valley. State geol. a. nat.-hist. surv. of Connecticut. Bull. No. 24. S. 1—285. 126 Textf.
- Mehl, M. G., 1915. *Poposaurus gracilis*, a new Reptile from the Triassic of Wyoming. Journ. of Geol. 23. S. 516—522. 2 Textf.
- Mehl, M. G., 1915. The Phytosauria of the Trias. Journ. of Geol. 23. S. 129—165. 20 Textf.
- Moodie, R. L., 1915. A Coal Measures Amphibian with an Osseous Tarsus. Amer. Journ. Sc. 4. ser. 39. S. 509—512. 2 Textf.
- Oertel, W., 1914. *Toxochelys gigantea* nov. sp., eine neue Schildkröte aus dem Aptien von Hannover. Jahrb. Niedersächs. geol. Ver. 7. S. 91 bis 106. 1 Textf.
- Oertel, W., 1915. Beiträge zur Kenntnis der oberjurassischen Schildkröten-gattung *Hydropelta*. Centralbl. f. Min. usw. S. 336—348. 1 Textf.
- Sellards, E. H., 1915. A New Gavial from the Late Tertiary of Florida. Amer. Journ. Sc. 40. S. 135—138. 2 Textf.
- Stromer, E., 1914. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste des Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). Abh. K. Bayr. Ak. d. W. 27. 16 S. 1 T.
- Versluys, J., 1914. Über die Phylogenie des Panzers der Schildkröten und über die Verwandtschaft der Lederschildkröte. Paläont. Zeitschr. 1, 3. S. 321—347. 10 Textf.
- Williston, S. W., 1914. The osteology of some american permian vertebrates. The Journal of Geol. 22. No. 4. S. 364—419. 19 Textf.
- Williston, S. W., 1914. Water Reptiles of the Past and Present. Univ. Chicago Press. S. VII + 251. 131 Textf.
- Williston, S. W., 1915. New Genera of Permian Reptiles. Amer. Journ. Sc. 4. ser. 39. S. 575—579. 2 Textf.
- Williston, S. W., 1915. *Trimerorhachis*, a Permian Temnospondyl Amphibian. Journ. of Geol. 33. S. 246—255. 6 Textf.
- Williston, S. W., 1915. A new Genus and Species of American Thero-morpha; *Mycterosaurus longiceps*. Journ. of Geol. 23. S. 554—559. 4 Textf.
- Wiman, C., 1915. Über die *Stegocephalen* aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Inst. Upsala. 13. S. 1—34. Taf. 1—9. 10 Textf.



## 13. Vögel.

- Miller, L. H., 1914. Bird remains from the pleistocene of San Pedro, Calif. Bull. Dep. Geol. Univ. California Publ. 8.
- Shufeldt, R. W., 1915. A critical Study of the fossil Bird *Gallinuloides Wyomingensis* Eastm. Journ. of Geol. 23. S. 619—634. 2 Textf.
- Shufeldt, R. W., 1915. Fossil Birds in the Marsh Collection of Yale University. Trans. Connecticut Ac. Arts & Sc. 19. S. 1—110. Taf. 1—15.

## 14. Säugetiere.

- Bakalow, P., 1914. Beiträge zur Paläontologie Bulgariens. II. Dinotherium-  
reste aus Bulgarien. Jahrb. d. Univ. Sofia VIII—IX 1911/12—1912/13.  
S. 1—29. Taf. 1—8. Russ. m. deutsch. Auszug.
- Barbour, E. H., 1915. A New Nebraska Mammoth, *Elephas hayi*. Amer.  
Journ. Sc. 40. S. 129—134. 5 Textf.
- Barbour, F. H., 1915. A New Longirostral Mastodon, *Tetrabelodon lulli*.  
Preliminary notice. Amer. Jour. Sc. 4. ser. 39. 87—92. 2 Textf.
- Broom, R., 1915. On the Origin of Mammals.
- Buwalda, J. P., 1914. A Proboscidean tooth from the Truckee beds of  
Western Nevada. Bull. Dep. Geol. Univ. California Publ. 8.
- Del Campana, D., 1914. La *Lycyaena lunensis* n. sp. del ossario pliocenico  
di Olivola (Val di Magra). Palaeont. Ital. 20. S. 87—103. Taf. 11.  
5 Textf.
- Gidley, J. W., 1915. An Extinct Marsupial from the Fort Union with Notes  
on the Myrmecobidae and other Families of this Group. Proc. U. S.  
Nat.-Mus. 48. S. 395—402. Taf. 23.
- Hay, Oliver P., 1914. Pleistocene Mammals of Iowa. Ann. Rep. Iowa Geol.  
Surv. for 1912. S. 1—499. Taf. 1—75. 142 Textf.
- Leuthardt, F., 1915. Ein Mammutfund im Löß bei Binningen bei Basel.  
Ecl. Geol. Helvetiae. 13. Nr. 3. S. 367—369.
- Lull, R. S., 1915. A Pleistocene Ground Sloth, *Myodon harlani*, from Rock  
Creek, Texas. Amer. Journ. Sc. 39. S. 327—385. 16 Textf.
- Lull, R. S., The Mammals and Horned Dinosaurs of the Lance Formation of  
Niobrara County, Wyoming. Amer. Journ. Sc. 40. S. 319—348. 5 Textf.
- Merriam, J. C., 1914. Occurrence of tertiary mammalian remains in N. E.  
Nevada. Bull. Dep. Geol. Univ. California Publ. 8.
- Merriam, J. C., 1915. Remains of land mammals from marine tertiary beds  
in the Tejon Hills, Calif. Bull. Dep. Geol. California Publ. 8. 7 Textf.
- Merriam, J. C., 1915. Occurrence of mammalian remains in a pleistocene  
lake deposit at Astor Pass (Nevada). Bull. Dep. Geol. California  
Publ. 8. 3 Textf.
- Reichenau, W. v., 1915. Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus  
dem deutschen Pleistozän usw. Abh. hess. geol. Landesanst. 7, 1.  
S. 1—155. Taf. 1—14.
- Schlesinger, G., 1914. Bilder aus der Ahnengallerie des Pferdes. Kosmos.  
Stuttgart. S. 210—215. 8 Textf.



- Schwalbe, G., 1915. Über den fossilen Affen *Oreopithecus Bambolii*. Zeitschr. f. Morph. u. Anthrop. **19**. S. 149—254. 26 Textf.
- Sefve, J., 1915. Scelidotherium-Reste aus Ulloma, Bolivia. Bull. Geol. Inst. Upsala. **13**. S. 61—92. Taf. 10—14. 5 Textf.
- Sellards, E. H., 1915. Chlamydothorium septentrionale, an Edentate from the Pleistocene of Florida. Amer. Journ. Sc. **40**. S. 139—145. 6 Textf.
- Sinclair, W. J., A revision of the Bunodont Artiodactyla of the Middle and Lower Eocene of North America. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 267 bis 296. 28 Textf.
- Soergel, W., 1915. Die Stammesgeschichte der Elefanten. Centralbl. f. Min. usw. S. 179—188, 208—215, 278—284.
- Soergel, W., 1915. Das vermeintliche Vorkommen von *Elephas planifrons* Falc. in Niederösterreich. Paläont. Zeitschr. **2**. H. 1. S. 1—65. 12 Textf.
- Stehlin, H. G., 1914. Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung. Nebst Anhang: Über das Vorkommen von *Hipparion* in der Schweiz. Verh. Naturf. Ges. Basel. **25**. S. 179—202. 2 Textf.
- Stock, Ch., 1914. Skull and dentition of the mylodont sloths of Rancho la Brea. Univ. Cal. Publ. Dep. Geol. Bull.
- Teppner, W., 1914. Über Meninatherium Telleri Abel. Ein neuer Oberkieferrest und der Unterkiefer aus den aquitanischen Schichten von Mötnig in Krain. Laibach.
- Troxell, E. L., 1915. The Vertebrate Fossils of Rock Creek, Texas. Amer. Journ. Sc. **39**. S. 613—636. 24 Textf.

## 15. Mensch.

- Arlt, Th., 1915. Die Stammesgeschichte der Primaten und die Entwicklung der Menschenrassen. Fortschritte der Rassenkunde. Heft 1. Berlin. A. Hirschwald. 52 S. 1 Taf. 15 Textf.
- Birkner, F., 1915. Ein angeblich fossiles menschliches Femurfragment aus dem Rheintaldiluvium. Anat. Anzeiger. **48**. S. 183—188.
- Fischer, E., †, 1915. Der Mensch als geologischer Faktor. Zeitschr. d. geol. Ges. **67**. Abh. S. 106—148.
- Sollas, W. J., 1915. Ancient Hunters and Their Modern Representatives. 2. edit. London (Macmillan & Co.). S. XXIII + 591. 2 Taf. 314 Textf.

## 16. Pflanzen.

- Barbour, E. H., 1915. Carboniferous Plant Tissue. Amer. Journ. Sc. **39**. S. 173—174. 1 Textf.
- Baumberger, E. und Menzel, P., 1914. Beitrag zur Kenntnis der Tertiärflora aus dem Gebiete des Vierwaldstätter Sees. Denkschr. Schweiz. pal. Ges. **40**. S. 1—84. 4 Taf.
- Berry, E. W., 1915. An Eocene Ancestor of the Zapodilla. Amer. Journ. Sc. **39**. S. 208—213. Taf. 1.

- Blackwelder, E.**, 1915. A Fully Exposed Reef of Calcareous Algae (?) in the Middle Cambrian of the Teton Mountains. Amer. Journ. Sc. **39**. S. 646—650. 3 Textf.
- Derby, O. A.**, 1915. Illustrations on the Stem Structure of *Tietea singularis*. Amer. Journ. Sc. **39**. S. 251—260. 3 Textf.
- Dettmer, F.**, 1915. Neues zum Fucoidenproblem. Centralb. f. Min. usw. S. 285—287. 1 Textf.
- Engelhardt, H. und Schottler, W.**, 1914. Die tertiäre Kieselgur von Altschlirf im Vogelsberg. Abh. Großh. hess. geol. Landesanst. **5**, 4. S. 259—337. Taf. 1—18.
- Gothan, W.**, 1914. Die fossile Flora des Tetebeckens am Sambesi. Branca-Festschrift. S. 11—15. Taf. 1.
- Gothan, W.**, 1914. Über die Epidermiden einiger Neuropteriden des Carbons. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. II. S. 373—381. Taf. 32.
- Gothan, W.**, 1915. Pflanzengeographisches aus der paläozoischen Flora mit Ausblicken auf die mesozoischen Folgefforen. I. Teil. Englers Bot. Jahrb. **52**. S. 221—271. 10 Textf.
- Gothan, W.**, 1915. Über die Methoden und neue Erfolge bei der Untersuchung kohlig erhaltener Pflanzenreste. Sitzb. Ges. naturf. Fr. Berlin. S. 44—48. Taf. 2.
- Gothan, W.**, 1915. Neue Erfolge der Mazerationsmethode in der Paläobotanik. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. **67**. Monatsb. S. 1—3.
- Hörich, O.**, 1914. *Phialophloios quadratus*, eine neue Lepidophytengattung. Jahrb. Preuß. Geol. Landesanst. **35**. II. S. 426—430. 1 Textf.
- Jongmans, W.**, 1915. Equisetales IV: Calamites. Fossil. Catal. II: Plantae. S. 195—447.
- Kessler, P.**, 1915. Die Alethopteriden und Mariopteriden der Saarbrückener Schichten des Saarbeckens. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. **A. 67**. S. 69—84. Taf. 9—13. 1 Textf.
- Koldrup, C. F.**, 1915. Vestlandets devonfelter og deres plante fossiler. Naturen. S. 217—232.
- Nagel, K.**, 1915. Juglandaceae. Fossil. Catal. II: Plantae. Pars. 6. 87 S.
- Nathorst, A. G.**, 1914/1915. Zur Devonflora des westlichen Norwegens. Mit einer Einteilung: Das Vorkommen von Pflanzenresten. Bergens Museums Aarbok. S. 1—34.
- Potonié, H.**, 1915. Lehrbuch der Paläobotanik. II. Aufl. v. W. Gothan. Berlin.
- Price, Armstrong**, 1915. Paleontology of Boone County. West Virginia Geol. Surv. Pt. IV. S. XVIII + 648. Taf. 1—43. 3 Textf.
- Reid, Cl. und Reid, El.**, 1915. The Pliocene Floras of the Dutch-Prussian Border. Meded. van de Rijksopsp. van Delfstoffen No. 6. 's-Gravenhage. 178 S. 23 Taf. 4 Textf.
- Sinnott, E. W. und Bailey, J. W.**, 1915. The Evolution of Herbaceous Plants and its Bearing on certain Problems of Geology and Climatology. Journ. of Geol. **23**. S. 289—306.
- Stopes, M. C.**, 1914. The „Fern Ledges“ Carboniferous Flora of St. John. New Brunswick. Geol. Surv. Canada, Memoir 41. 168 S. 25 Taf. 21 Textf.

- Tatzson, J.**, 1914. Beiträge zur fossilen Flora Ungarns (Additamenta ad floram fossilem Hungariae III). Mitt. Jahrb. Kgl. Ungar. Geol. Reichsanstalt. **21**. Heft 8. S. 231—262. Taf. 13—21.
- Vinassa de Regny, P.**, 1915. Triadische Algen, Spongien, Anthozoen und Bryozoen aus Timor. Paläont. v. Timor herausg. v. J. Wanner. IV. Lief. Nr. 8. 45 S. 10 Taf. 3 Textf.
- Walcott, Ch. D.**, 1914. Pre-Cambrian Algonkian Algal Flora. Cambrian Geology and Paleontology. III. 2. Smiths. Misc. Coll. **64**. No. 2. S. 77—156. Taf. 4—23.
- Wehrli, L.**, 1915. Der versteinerte Wald zu Chemnitz. Neujahrsbl. d. Naturf. Ges. Zürich auf das Jahr 1915. 117. Stück. S. 1—21. Taf. 1—5.
- Wieland, G. R.**, 1914. Further notes on Ozarkian Seaweeds and Oölites. Bull. Amer. Mus. N. H. **33**. S. 237—260. Taf. 14—19. 2 Textf.

# Wandtafeln

zur

# Vererbungslehre

herausgegeben von

Prof. Dr. E. Baur (Berlin) und Prof. Dr. R. Goldschmidt (Berlin).

---

Diese Tafeln sind in Farbendruck ausgeführt und haben ein Format von 120 : 150 cm. Den Tafeln wird eine Erklärung in deutsch und englisch beigegeben.

Die „Wandtafeln zur Vererbungslehre“ gelangen in zwei Serien von je sechs Tafeln zur Ausgabe: eine zoologische und eine botanische Serie umfassend.

Der Preis der zoologischen Serie beträgt . . 75 Mark

Der Preis der botanischen Serie beträgt . . 60 Mark

Beide Serien zusammen kosten . . . . 125 Mark

Preis der Erklärung . . . . . 1 Mark

Die Tafeln werden auch einzeln abgegeben zum Preise von 20 Mark für die zoologische Wandtafel und 15 Mark für die botanische Tafel.

Zur Bequemlichkeit der Abnehmer werden die Tafeln auch aufgezogen auf Leinwand mit Stäben geliefert. Der Preis erhöht sich in diesem Falle um 5 Mark pro Tafel. Es kostet somit

die zoologische Serie aufgezogen . . . . 105 Mark

die botanische Serie aufgezogen . . . . 90 Mark

Inhaltsverzeichnis von Bd. XV Heft 3/4

Abhandlungen

- Ehrlicher, O., Über die Ursachen der Variabilität bei Gärungsbakterien  
von Denothien. Mit 7 Figuren und 64 Tabellen im Text. (Beilieg.)

Referate

- Baker, P. G., 1934, Primary and secondary recombination series  
Schemm  
Bateson, W., 1934, Mendel's Vererbungstheorie. Schemm  
— 1934, Address of the President of the British Association for the  
Advancement of Science. Herber-Nelson  
Bernhardt, G., inner Mitwirkung von Dr. L. Peretti, 1934, Über  
Variabilität pathogener Bakterien. Schemm  
Egledow, F. L., 1934, A case of regulation in yeast. Schemm  
Guss, R. H. und T. Evans, 1934, A cytological study of Denothien  
mut. lax und Gc. mut. semilax in relation to mutation  
Herber-Nelson  
Jennings, R., 1934, Formulae for the results of inbreeding. Roemer  
Neidovany, L., Studien über die Fortpflanzung von Bakterien,  
Spizellen und Spizocysten. Roemer  
Pearl, R., 1934, On a general formula for the constitution of the  
next generation of a Mendelian population in which all matings  
are of brother-sister Roemer  
— 1934, Inbreeding and relationship coefficients. Roemer  
— 1935, Some further considerations regarding cousin and cousin  
mating. Roemer  
Schotten, S. L., Eine sproßlose Form von Denothien pullulans De  
Bary und eine sterile Zwerghform von Physomyces nitens Agardh.  
Roemer  
Stall, G. H., A peculiar negative correlation in Denothien hybrid.  
Herber-Nelson

Neue Literatur













New York Botanical Garden

3 5185 00289 19



